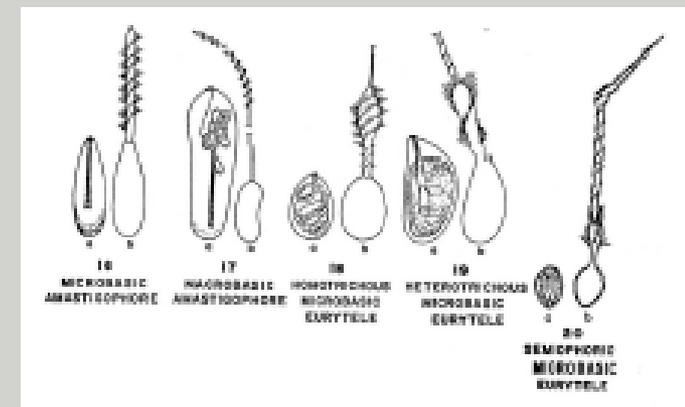
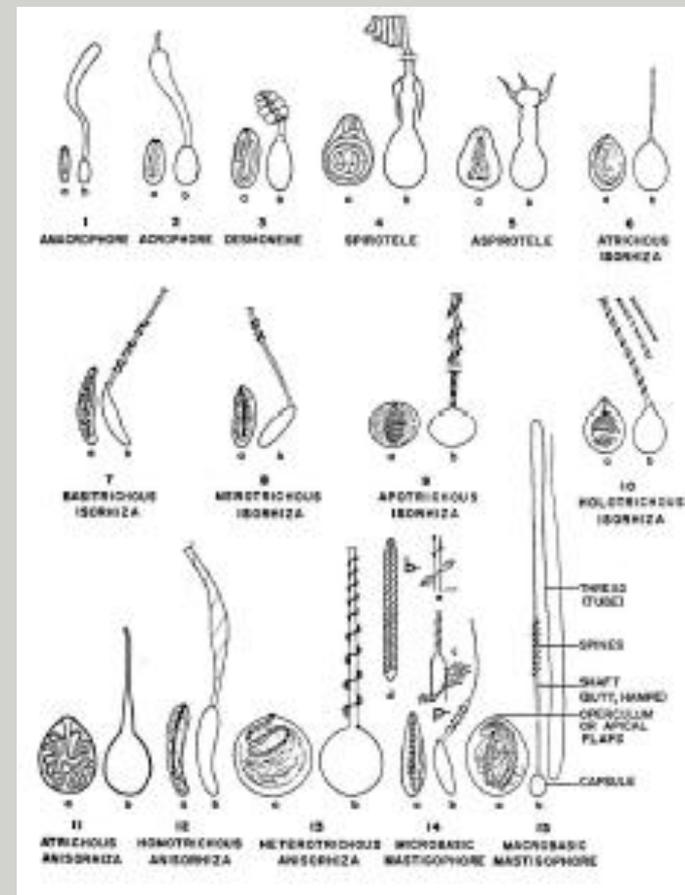
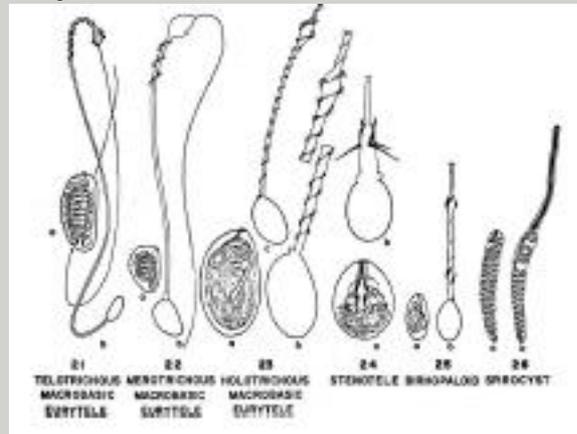


Разнообразие стрекательных капсул

Классификация книдоцист на основании их морфологии

Основными критериями для классификации являются: наличие отверстия на конце стрекательной нити, дифференциация стрекательной нити, характер вооружения стрекательной нити. Стрекательная нить может быть изодиаметрична (изоризы - isorhizas), сужаться на конце (анизоризы - anisorhizas) или иметь резко расширенное основание (shaft). Наличие трёх мощных шипов (стилелетов) при основании – это отличительный признак нематоцист стенотел (stenoteles). Отличительными признаками также являются: соотношение размеров основания нити и длины капсулы, вырез на расширенном основании, расположение шипиков на стрекательной нити и др.

Сейчас выделяют более 30 вариантов строения стрекательных капсул (Östman, 2000).



Kass-Simon (2002)

Weill (1934)

Боженова (1988)

Östman (2000)

Астомокниды

А. Ропалонемы

I. анакропоры

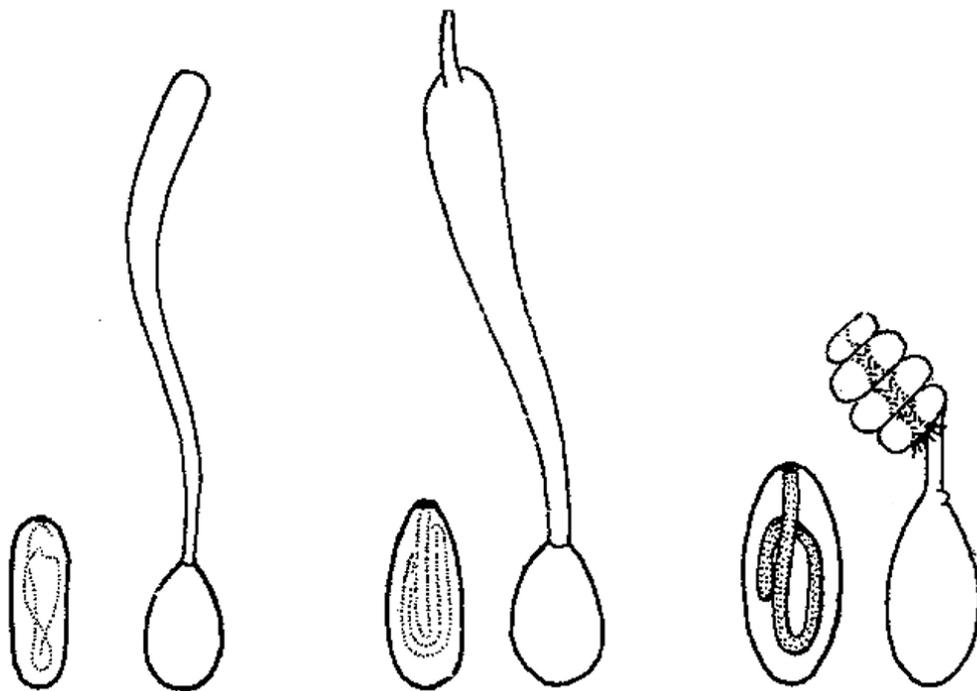
II. акропоры

Б. десмонемы

Астомокниды

А. ?

Б. десмонемы

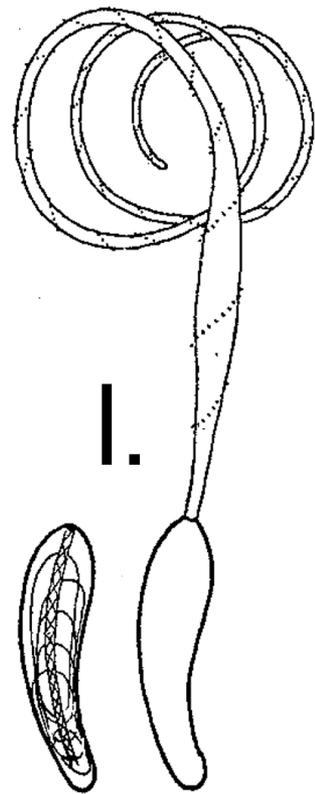
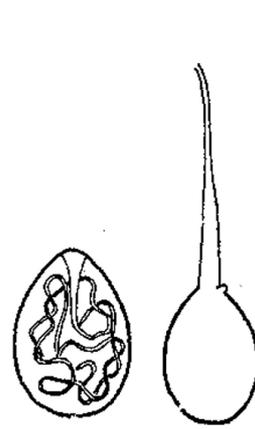
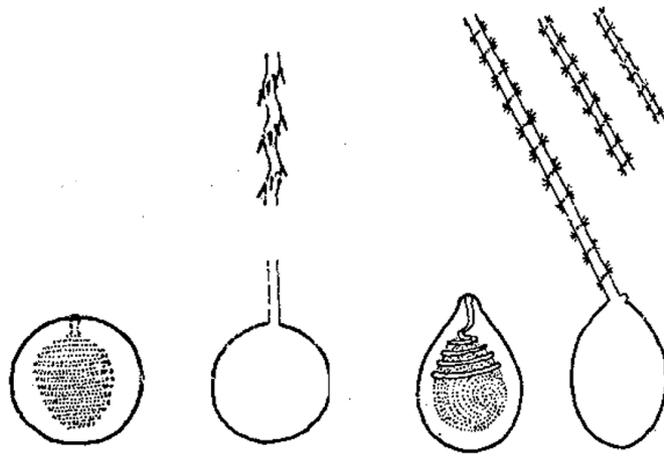
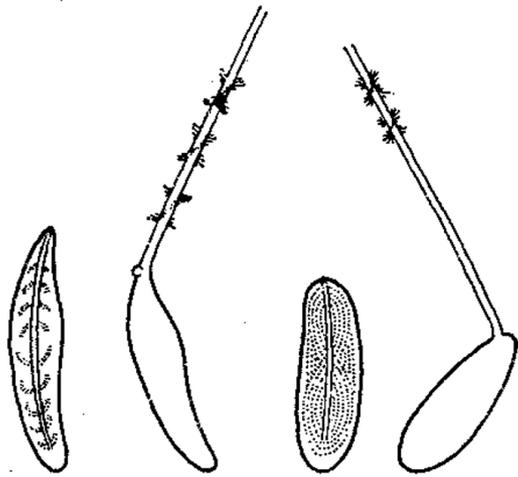


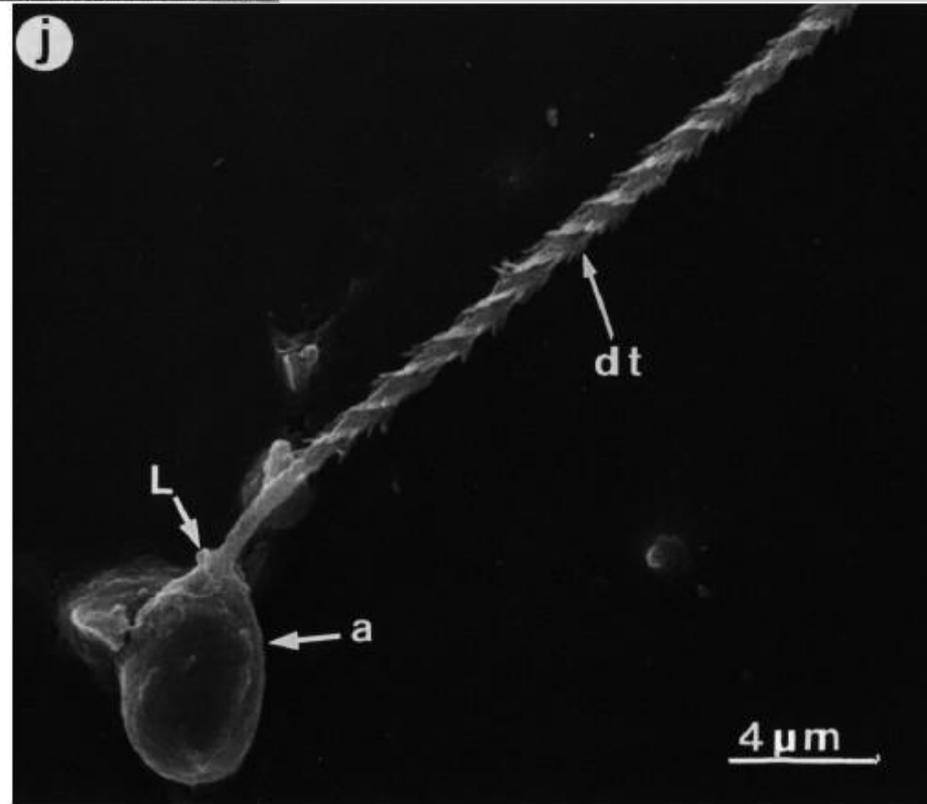
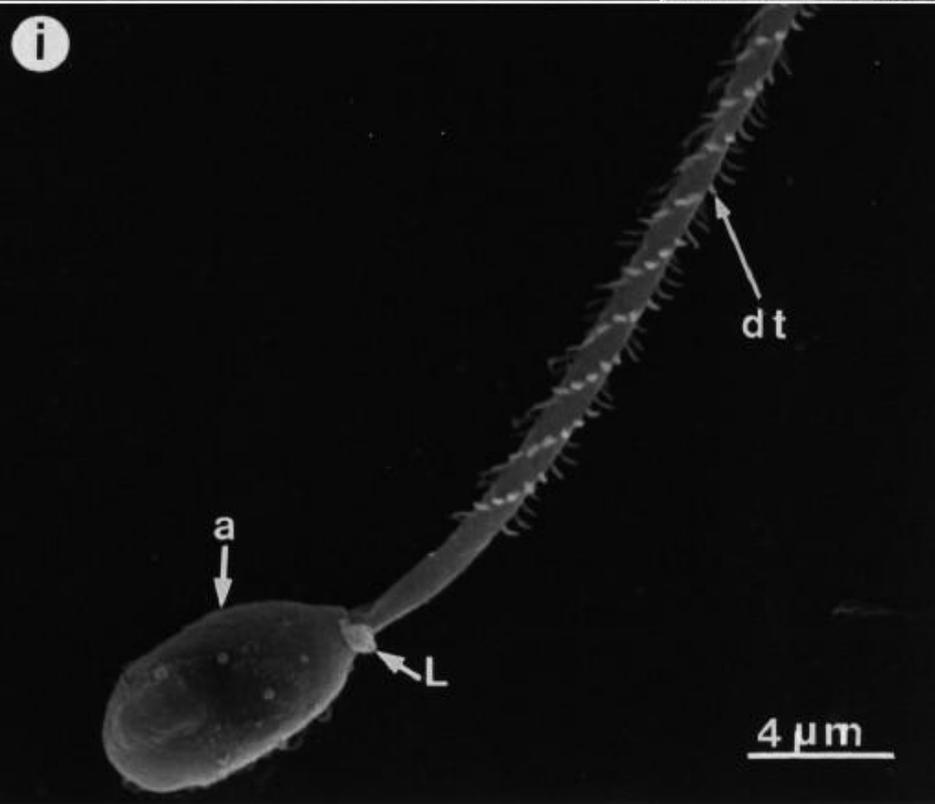
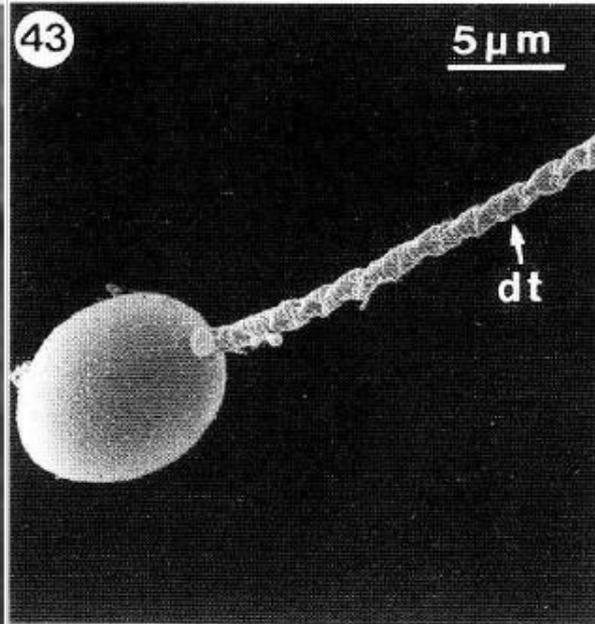
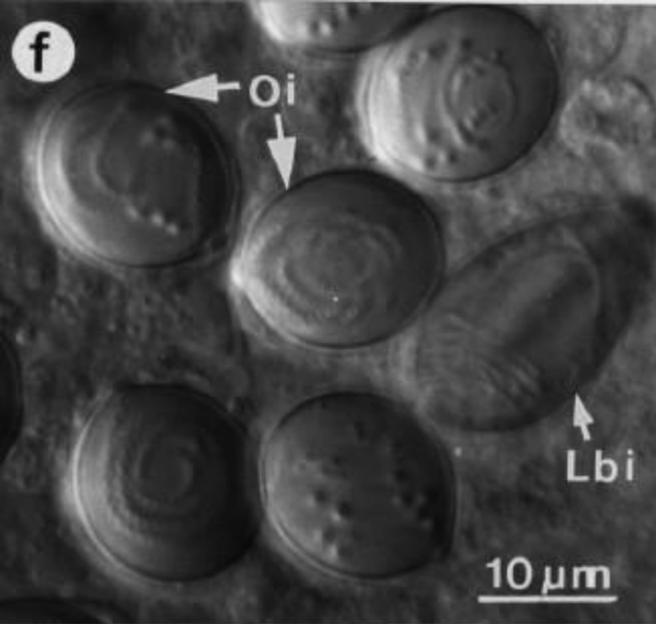
a.

b.

c.

Стомокниды А. Гаплонемы I. изоризы 1) голотрихи 2) атрихи 3) базитрихи	А. Гаплонемы I. изоризы 1) атрихи, 2) голотрихи 3) апотрихи 4) десмонемы 5) спироцисты 6) птихоцисты	Стомокниды А. Гаплонемы I. изоризы 1) атрихи или голотрихи 2) базитрихи
Стомокниды А. Гаплонемы II. анизоризы 1) гомотрихи 2) гетеротрихи	А. Гаплонемы II. анизоризы 1) гомотрихи 2) гетеротрихи 3) атрихи 4) акрофоры 5) анакрофоры 6) булофоры	Стомокниды А. Гаплонемы II. анизоризы 1) атрихи или голотрихи 2) базитрихи





Стомокниды

Б. Гетеронемы

I. рабдоиды

(микробазические, макробазические):

- 1) мастигофоры
- 2) амастигофоры

Б. Гетеронемы

I. рабдоиды

- 1) микробазические b-рабдоиды
- 2) микробазические p-рабдоиды
- 3) макробазические рабдоиды

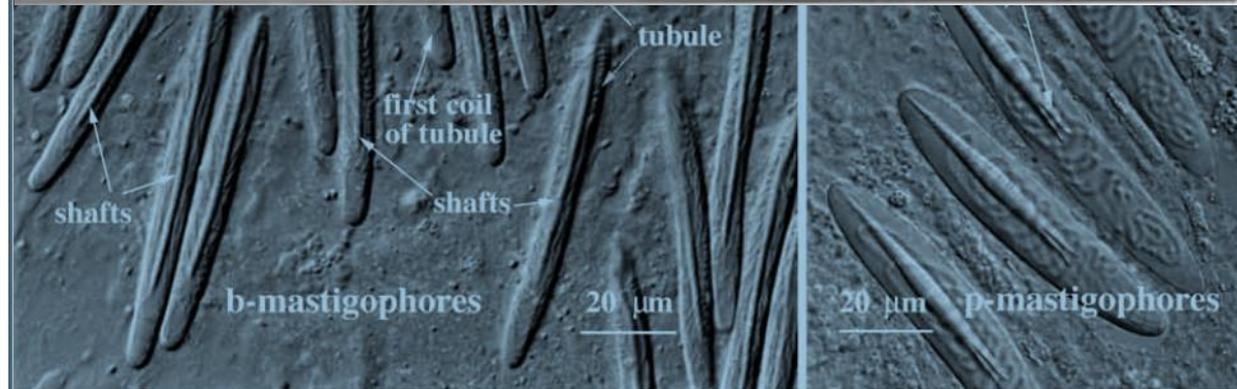
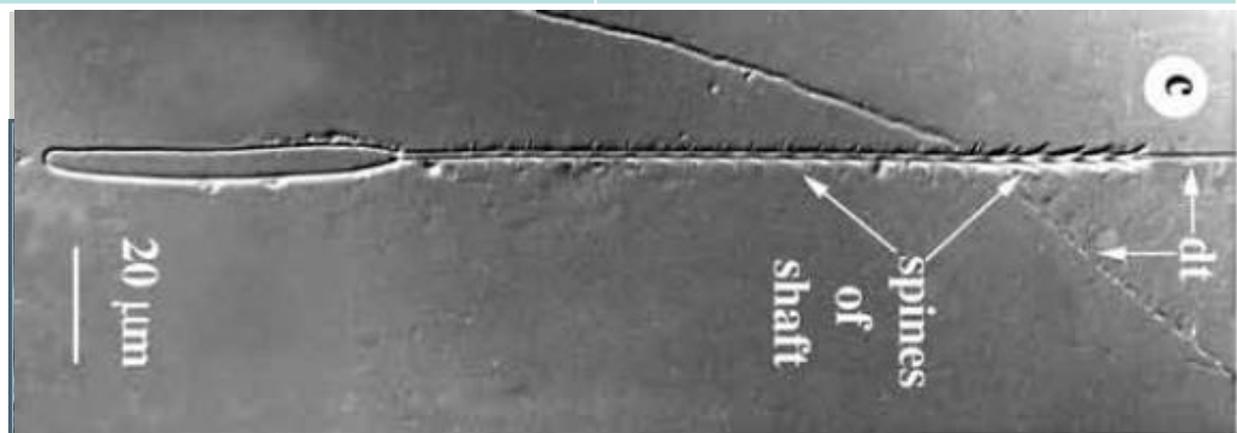
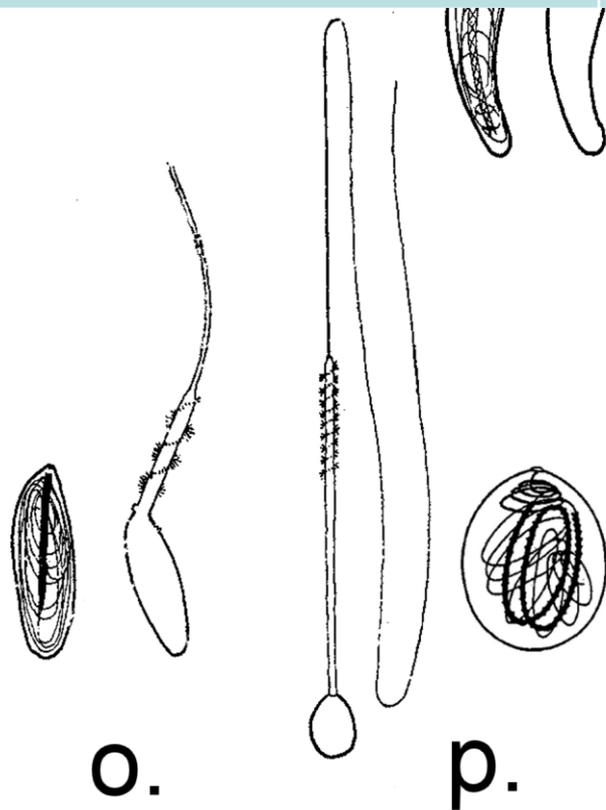
Стомокниды

Б. Гетеронемы

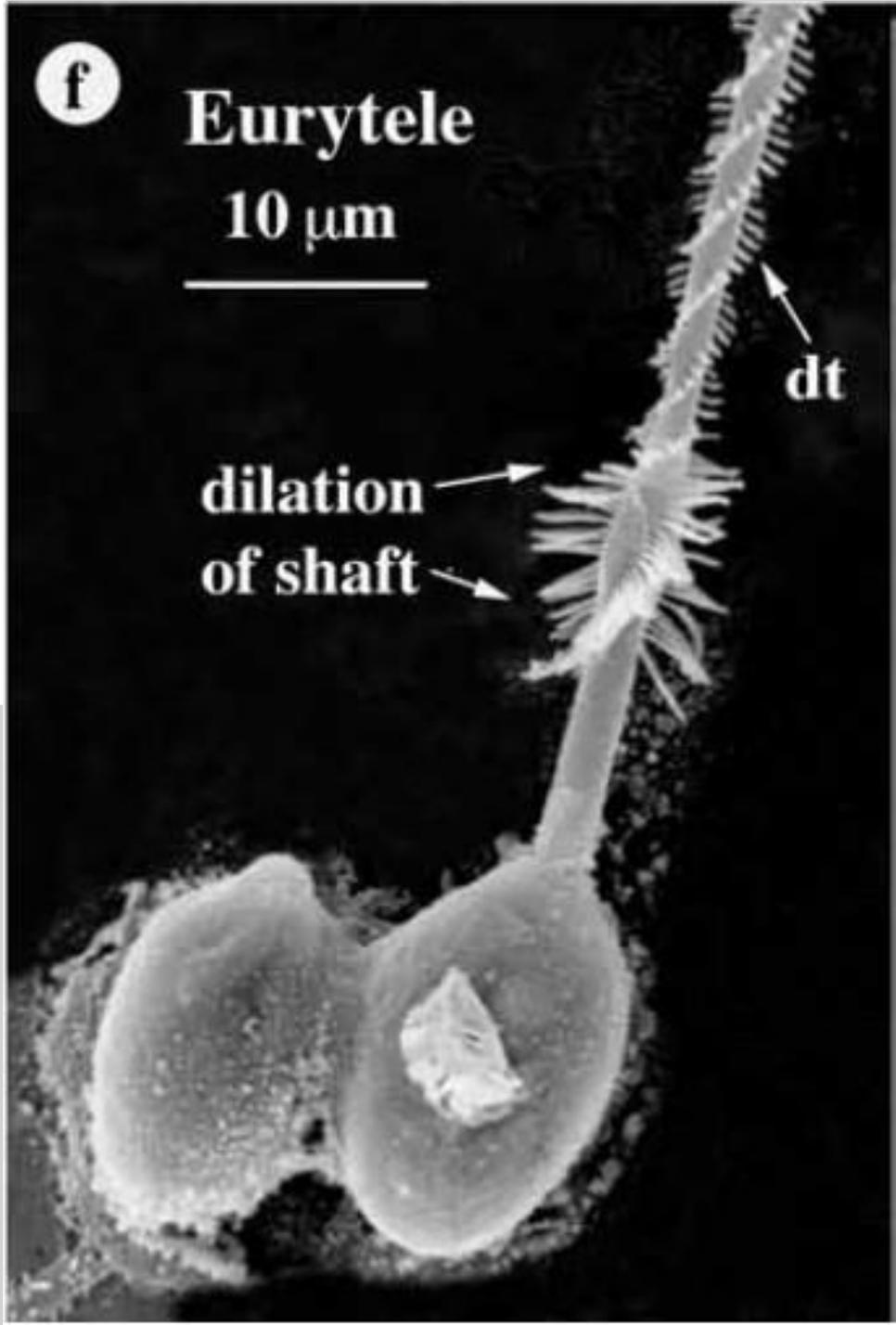
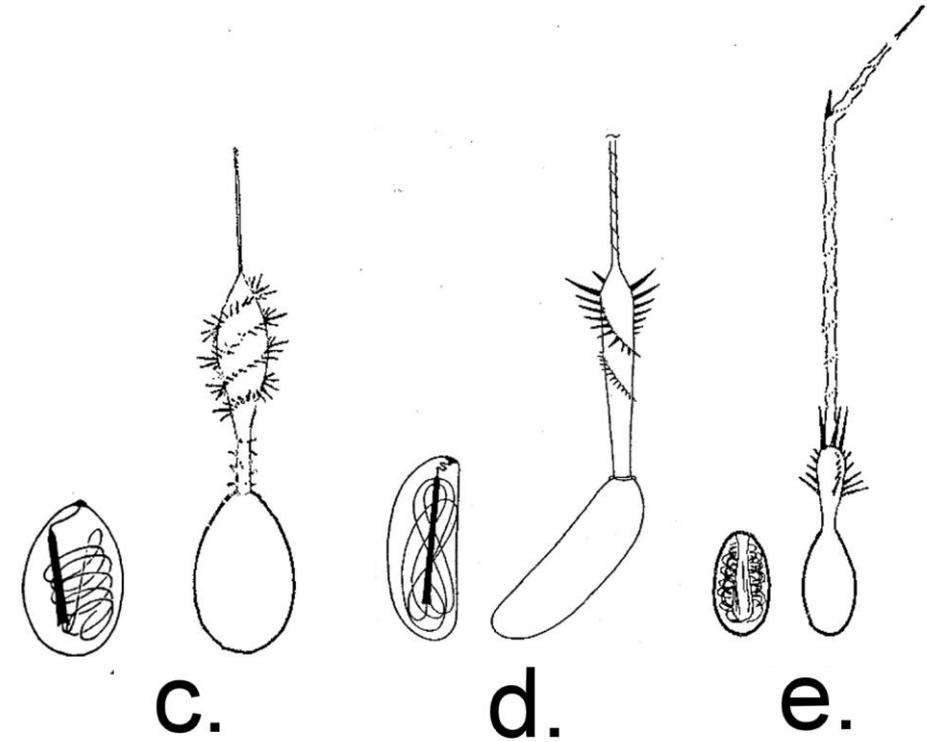
I. рабдоиды

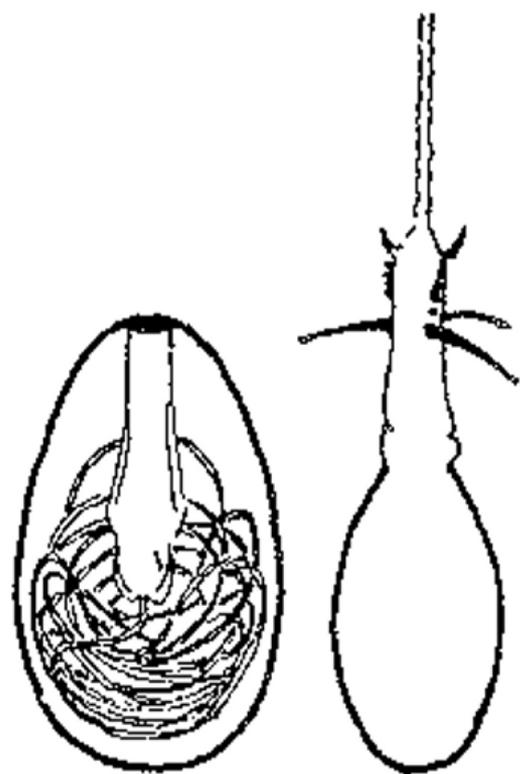
(микробазические, мезобазические, макробазические):

- 1) b-мастигофоры
- 2) p-мастигофоры
- 3) p-амастигофоры



<p>Стомокниды Б. Гетеронемы II. ропалоиды 1) эврителы: а) микробазические (гомотрихи, гетеротрихи), б) макробазические (телотрихи, меротрихи)</p>	<p>Б. Гетеронемы II. ропалоиды 1) эврителы: а) микробазические (гомотрихи, гетеротрихи, семиофоры, спиротелы, аспиротелы) б) макробазические (телотрихи, меротрихи, голотрихи)</p>	<p>Стомокниды Б. Гетеронемы II. ропалоиды 1) эврителы: а) гомотрихи, б) гетеротрихи</p>
<p>Стомокниды Б. Гетеронемы II. ропалоиды 2) стенотелы</p>	<p>Б. Гетеронемы II. ропалоиды 2) стенотелы</p>	<p>Стомокниды Б. Гетеронемы II. ропалоиды 2) стенотелы 3) псевдостенотелы</p>
		<p>Стомокниды Б. Гетеронемы II. ропалоиды 3) биропаоиды (I, II)</p>





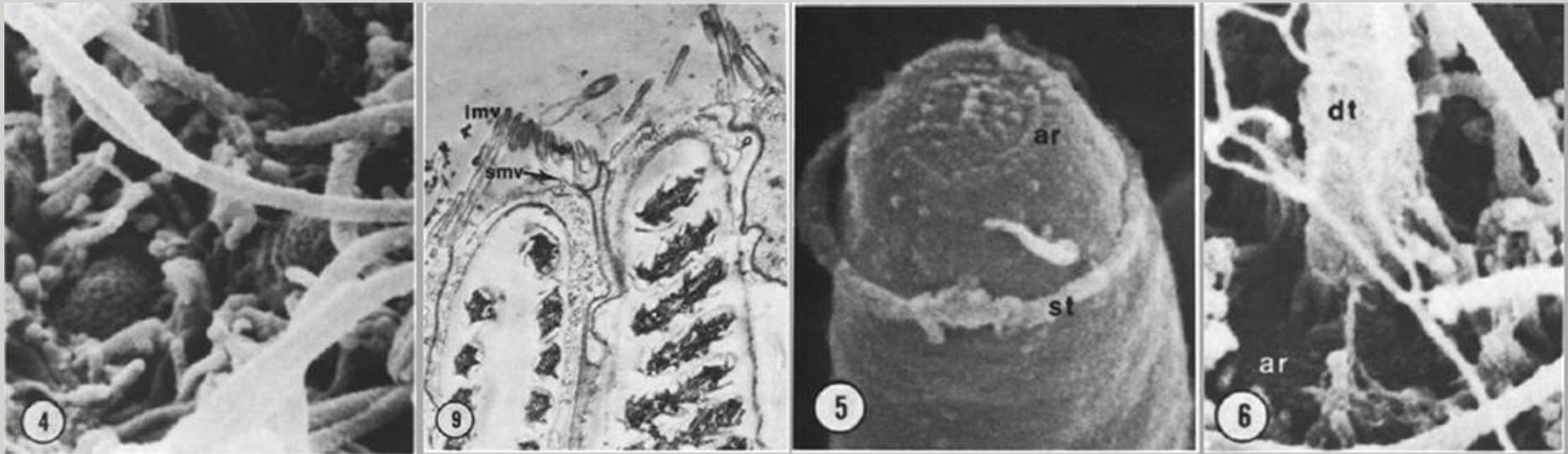
i.

4 μ m



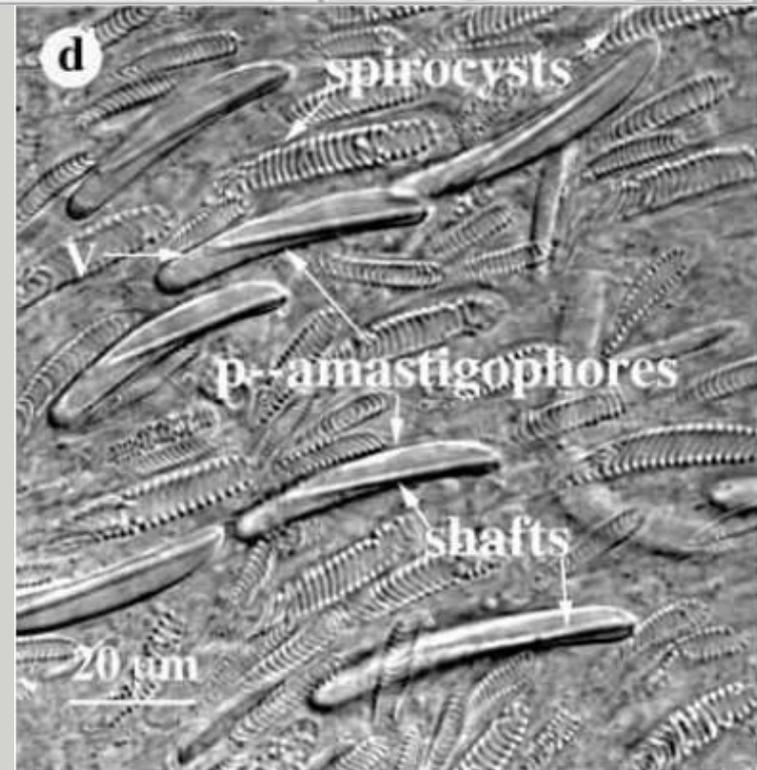
16

Разнообразие книдоцист: спироцисты (Mariscal et al, 1976)



Спироцисты есть только у кораллов. В отличие от нематоцист, они не имеют книдоциля. Стрекательная нить лишена вооружения, стенка стрекательной капсулы – тонкая, а содержимое окрашивается кислыми красителями.

Апикальная часть спироцисты укрыта кольцевой структурой – апикальной шапочкой (apical cap), которая разрушается в процессе выстреливания, а также многочисленными микровиллярными выростами соседних клеток.



Разнообразие книдоцист: птихоцисты (Mariscal et al, 1977)

Птихоцисты – стрекательные капсулы, которые используются кораллами *Seriantharia* для постройки трубки, в которой они живут. Они многочисленны в эктодерме туловища.

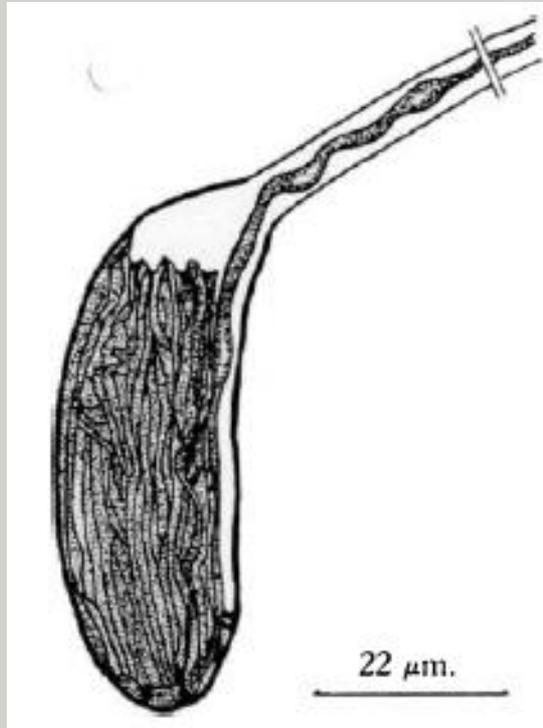
Птихоцисты окрашиваются как кислыми, так и основными красителями.

Стрекательная нить

птихоцист в

невыстрелившем состоянии образует множество петель, которые уложены вдоль длинной оси капсулы.

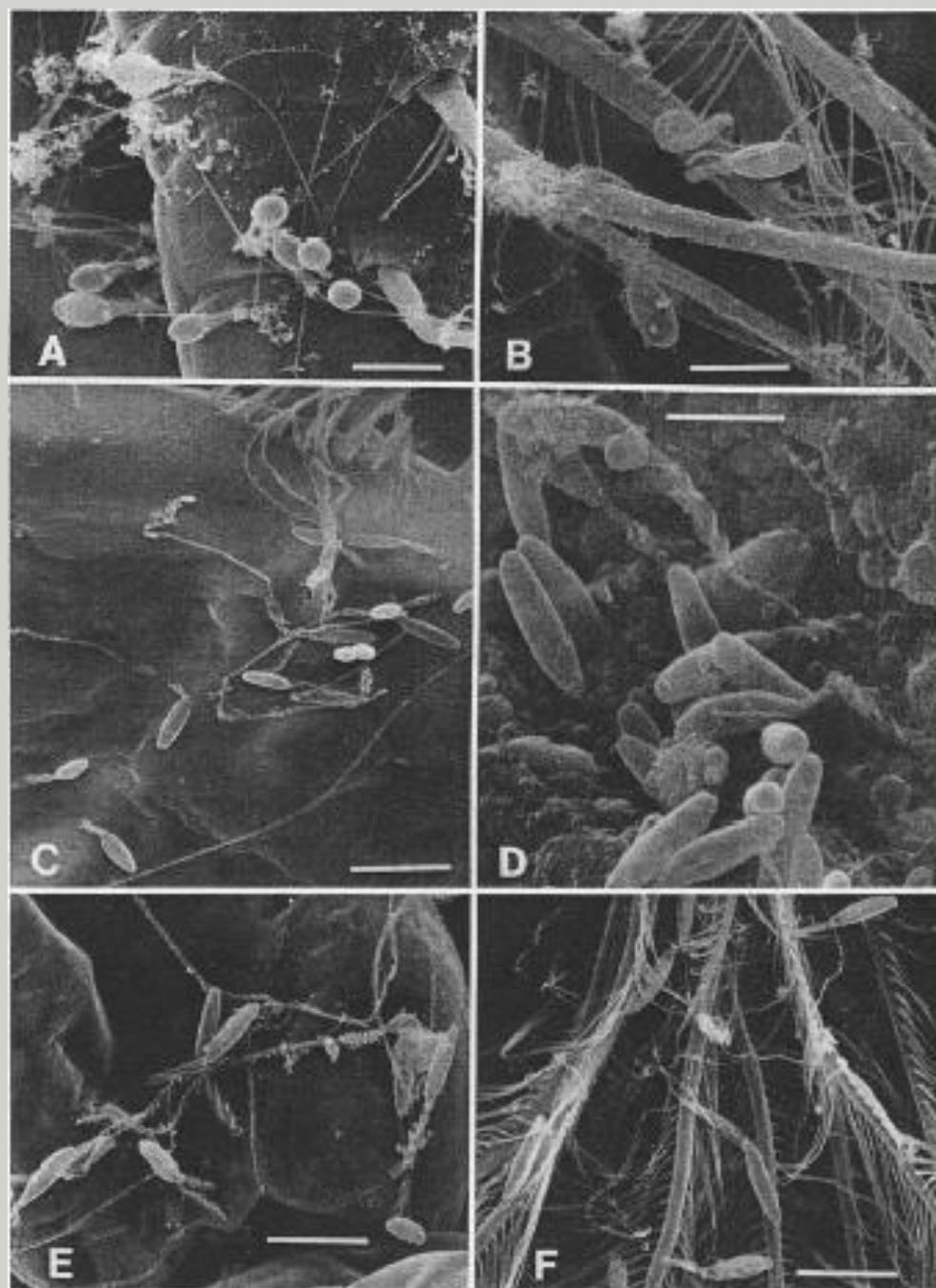
Стрекательная нить – липкая, лишена шипиков и после выстреливания направлена под углом к капсуле.



<p>Anthozoa</p> <p>Spirocysts</p> <p>Amastigophores (microbasi, macrobasic),</p> <p>Isorhyzas (atrichous, holotrichous, basitrichous),</p> <p>Mastigophores (microbasic),</p> <p>Ptychocysts</p>	<p>Scyphozoa:</p> <p>Semaeostomeae</p> <p>euryteles (microbasic)</p> <p>Isorhizas (atrichous)</p> <p>Isorhizas (holotrichous)</p>	<p>Scyphozoa: Coronatae</p> <p>euryteles (microbasic)</p> <p>Isorhizas (holotrichous)</p>
<p>Hydrozoa:</p> <p>Narcomedusae</p> <p>Isorhizas (atrichous)</p> <p>Isorhizas (apotrichous)</p>	<p>Scyphozoa:</p> <p>Rhyzostomeae</p> <p>euryteles (microbasic)</p> <p>Isorhizas (atrichous)</p>	<p>Cubozoa</p> <p>Isorhizas (atrichous)</p> <p>Isorhizas (holotrichous),</p> <p>Anisorhizas,</p> <p>Mastigophores (Microbasic),</p> <p>euryteles (microbasic, macrobasic)</p>
<p>Hydrozoa:</p> <p>Trachymedusae</p> <p>euryteles (microbasic),</p> <p>stenoteles,</p> <p>Isorhizas (atrichous)</p>	<p>Hydrozoa: Leptothecata</p> <p>Mastigophores (Microbasic),</p> <p>Isorhizas (atrichous, basitrichous),</p> <p>Mastigophores (Macrobasic),</p> <p>euryteles (microbasic, macrobasic),</p> <p>Isorhizas (merotrichous), anisorhizas,</p> <p>Pseudostenoteles</p>	<p>Hydrozoa:</p> <p>Anthoathecata</p> <p>Desmonemes, Microbasic euryteles,</p> <p>Stenoteles.</p> <p>Isorhizas (atrichous, basitrichous),</p> <p>anisorhizas, mastigophores (microbasic, macrobasic), euryteles (microbasic)</p>

Функциональное разнообразие нематоцист

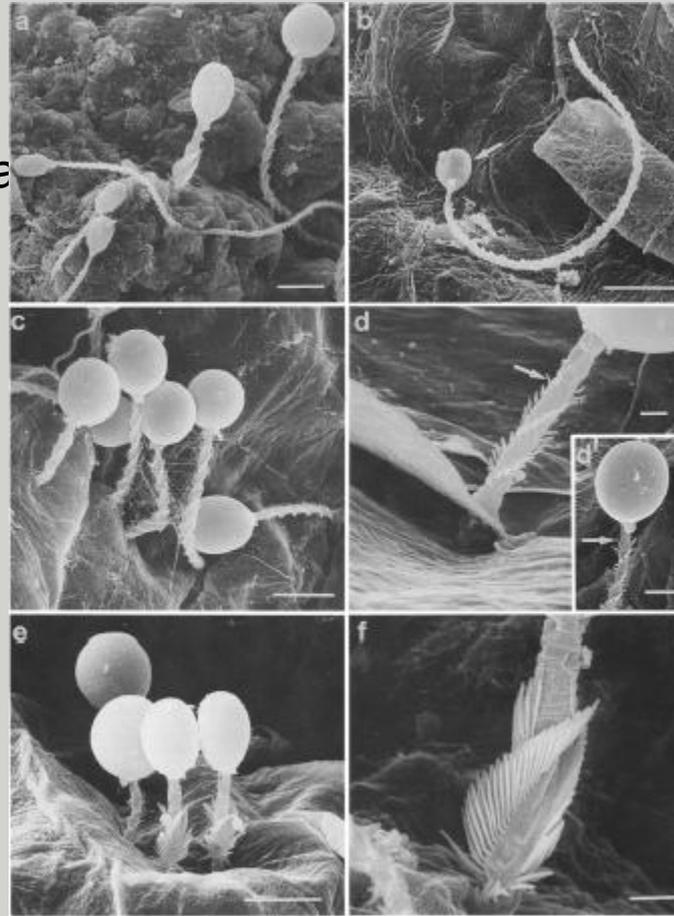
Среди нематоцист различают стрекательные капсулы, которые пронзают покровы жертв (пенетранты); стрекательные капсулы, которые опутывают щетинки ракообразных (вольвенты); стрекательные капсулы, которые способны приклеиваться к покровам жертв или неживому субстрату (стереолины или малые глутинанты), и стрекательные капсулы, выполняющие защитные функции (стрептолины или большие глутинанты).



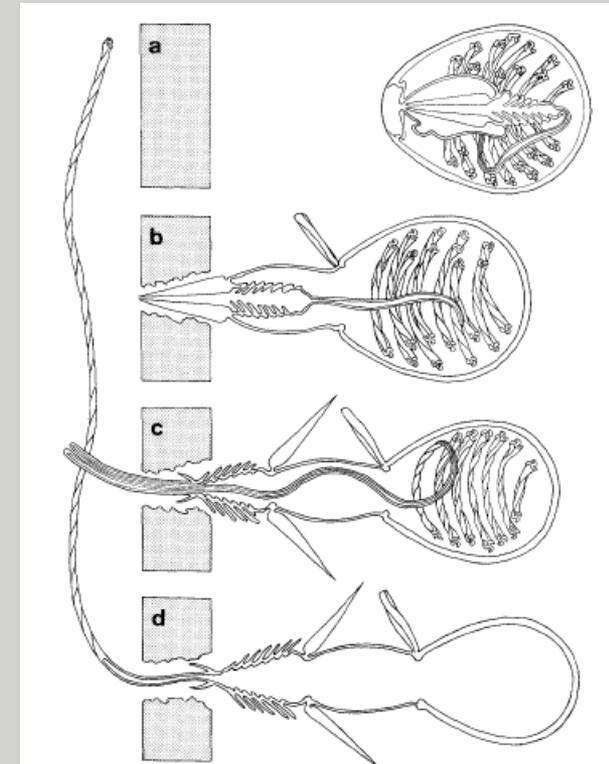
Функциональное разнообразие нематоцист: стенотелы

Книдарии используют пенетранты и вольвенты для захвата жертв.

В некоторых случаях методами световой и сканирующей электронной микроскопии было установлено, что мастигофоры (mastigophores), эврителы (euriteles), стенотелы (stenoteles) и некоторые изоризы пробивают покровы жертв, то есть являются пенетрантами.



Heeger et al (1992)

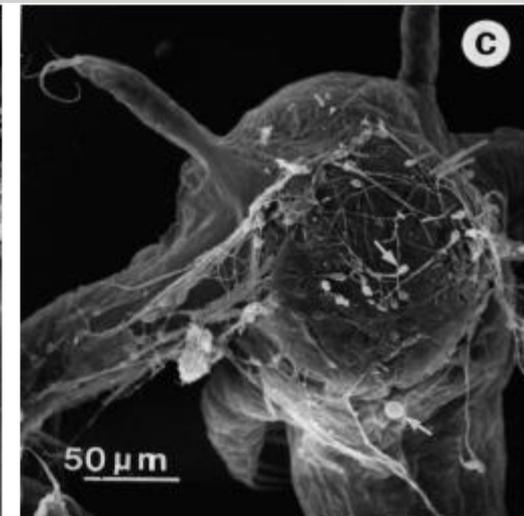
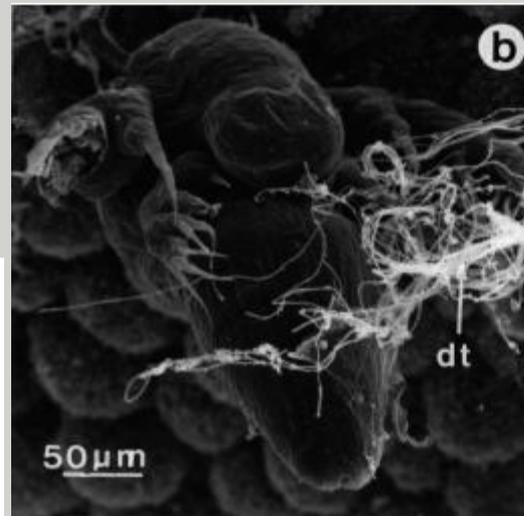
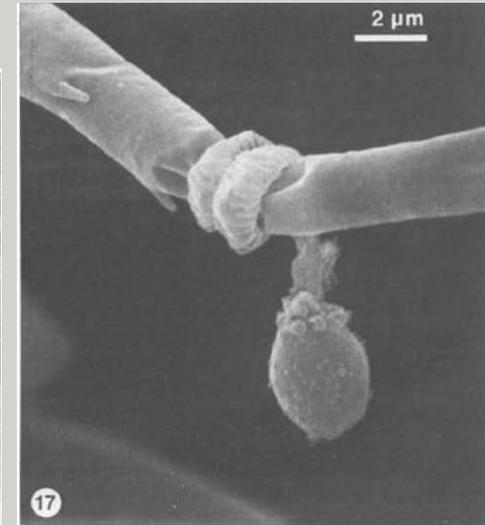
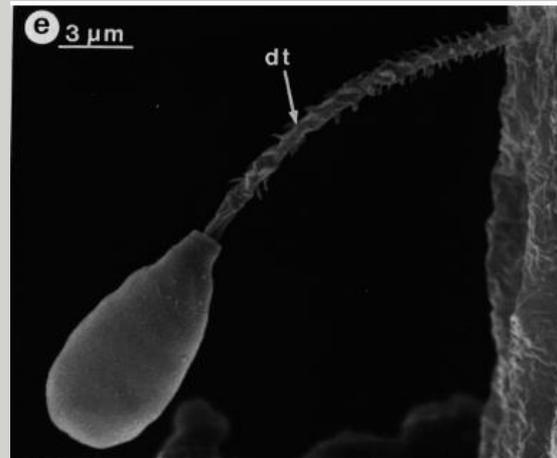
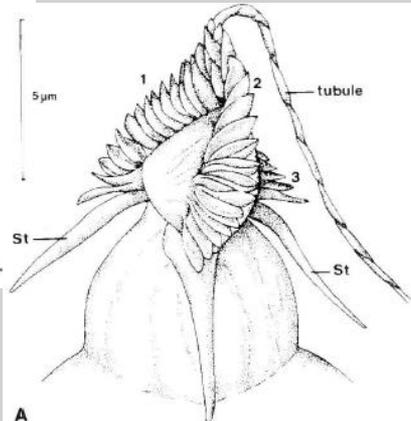


Средняя скорость 9,3-18,6 м/с
Ускорение до $5,41 \cdot 10^6 \text{exp}(6) \cdot \text{g}$
Давление – до 7 ГПа

Tardent, Holstein (1982)
Nuchter et al (2006)

Функциональное разнообразие нематоцист: десмонемы и стенотелы

Нематоцисты десмонемы (desmonemes), также как и другие ропалонемы (rhopalonemes), не имеют отверстия на конце стрекательной нити и мощных шипов. Выстрелившая стрекательная нить закручивается в спираль и обвивает щетинки ракообразных.



Ostman et al (1991, 1995, 1997)

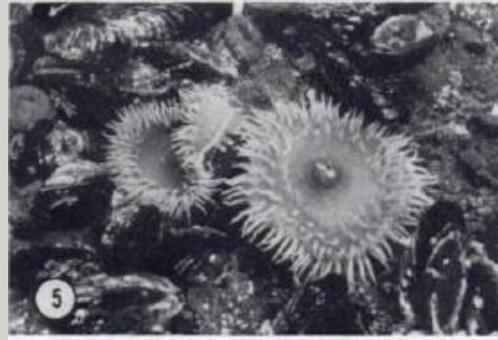
Функциональное разнообразие

нематоцист: изоризы

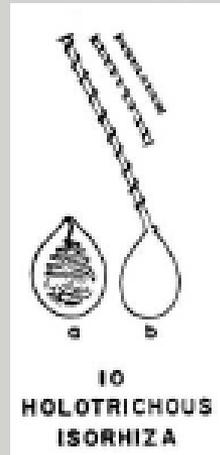
В зависимости от распределения шипиков на поверхности стрекательной нити выделяют: голотрихные изоризы, базитрихные, атрихные и др. (Kass-Simon, 2002).

Обычно книдарии используют голотрихные изоризы для защиты от инфузорий, голожаберных моллюсков (Martin, Walther, 2003), от конкурентов своего вида (Bigger, 1980) и др. Атрихные изоризы обычно служат для движения, и приклеивания жертв.

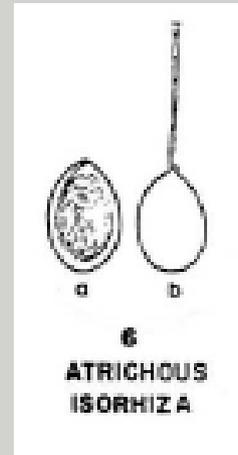
Возможно, что морфологически сходные изоризы разных видов могут иметь различные динамические и функциональные характеристики (Colin, Costello, 2007).



(Bigger, 1980)

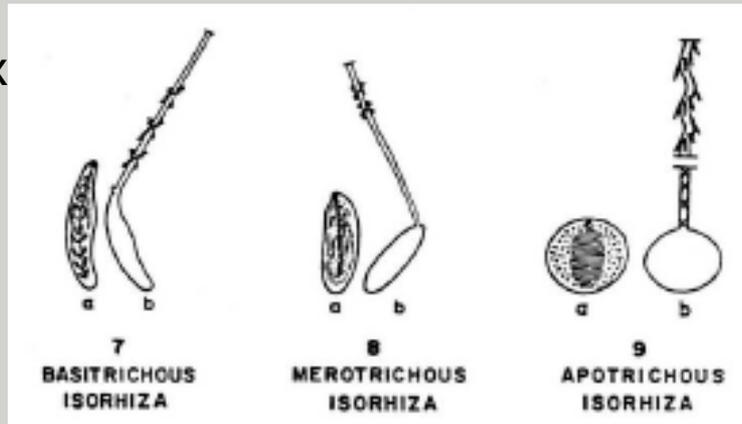


10
HOLOTTRICHOUS
ISORHIZA



6
ATRICHOUS
ISORHIZA

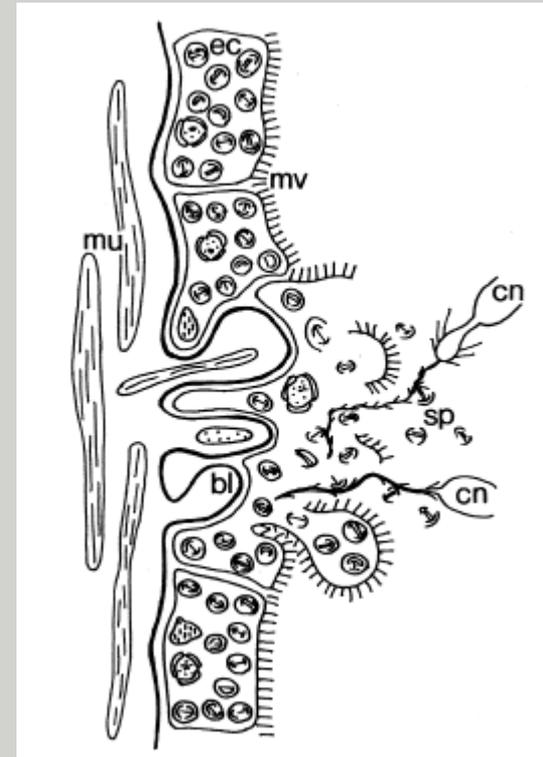
(Kass-Simon, 2002)



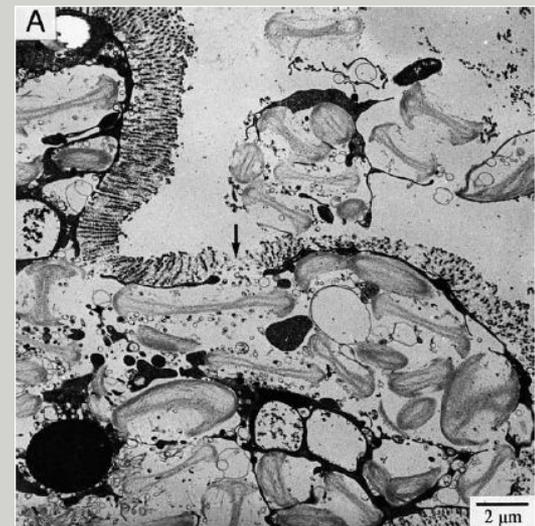
7
BASITTRICHOUS
ISORHIZA

8
MEROTTRICHOUS
ISORHIZA

9
APOTTRICHOUS
ISORHIZA



(Martin, Walther, 2003)

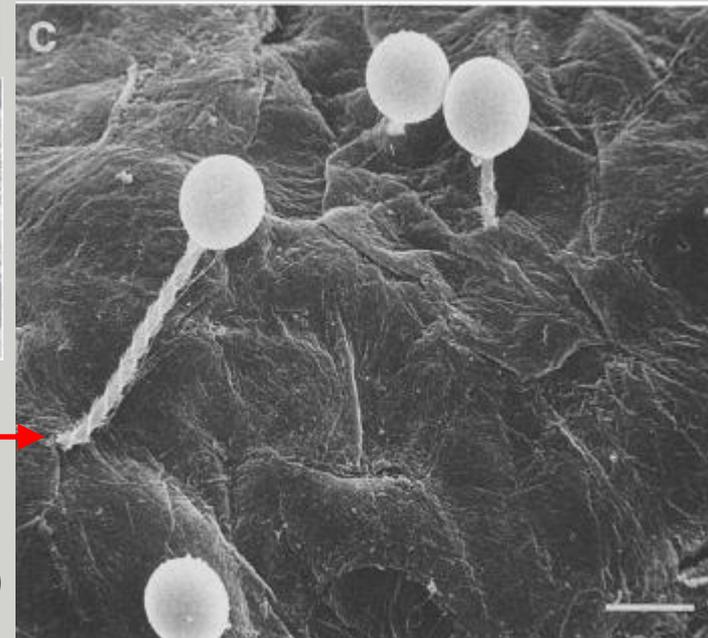
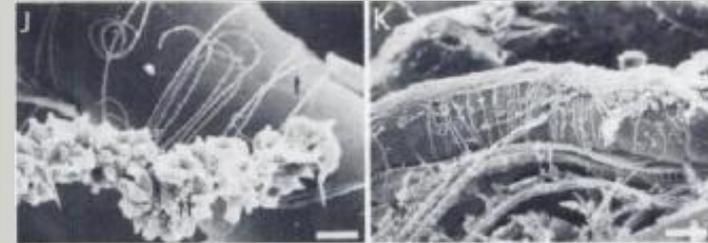
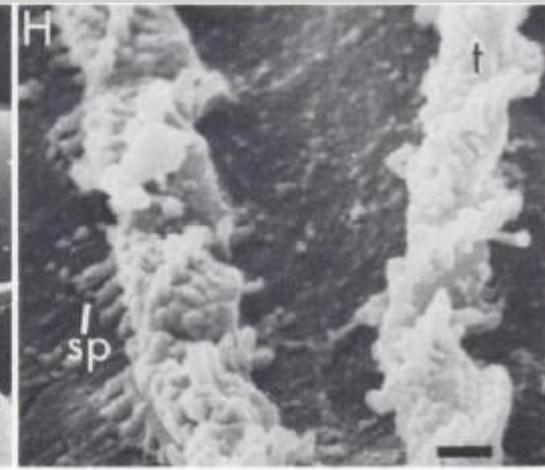
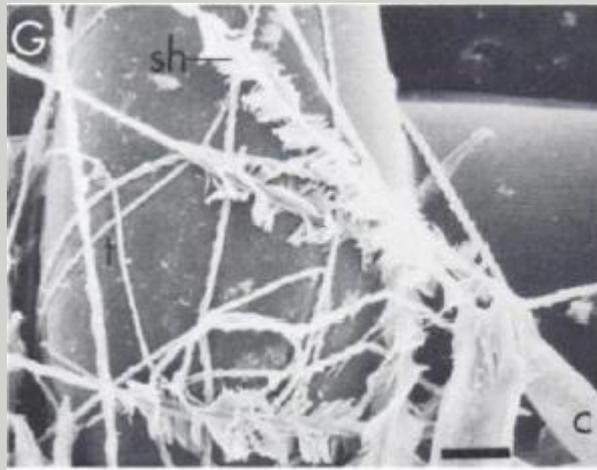


Аномальные случаи функционирования нематоцист

Тем не менее, функция нематоцист не всегда соответствует

вышесказанному:

- 1) Стрекательные нити стенотел и мастигофор некоторых сифонофор (отр. Calycophorae и Physonect) не пронзают покровы, а прикрепляются к поверхности жертвы шипиками и опутывают её Purcell (1984).
- 2) Изоризы медуз *Cyanea capillata* способны пронзить человеческую кожу (Heeger et al, 1992).



Purcell (1984)
Heeger et al (1992)

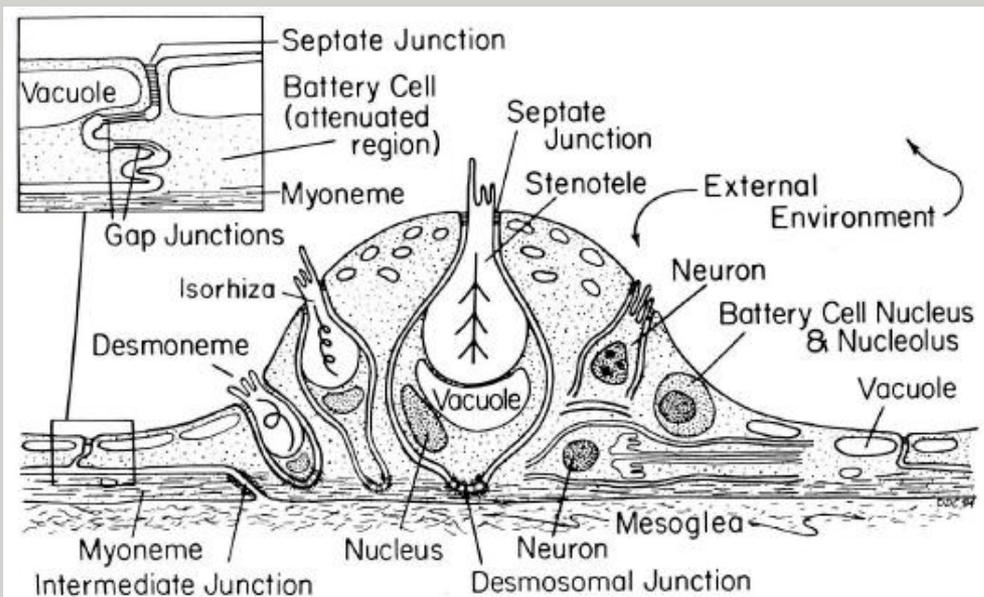
Распределение нематоцист на теле квидарий соответствует их функциональному значению:

Oral tentacles, tips		Column of hydranth	
Small stenoteles	++++	Small stenoteles	++ all reg.
Medium stenoteles	+++	Medium stenoteles	+ all reg.
Large stenoteles	++	Large stenoteles	++ basal
Microbas b-mastig.	++	Microbas b-masig.	+ basal
Desmonemes	rare or not found	Desmonemes	rare basal
O-isorhizas	not found	O-isorhizas	++ to not found basal
Euryteles	absent	Euryteles	absent
Filiform tentacles, tips		Actinula, tentacle tips	
Small stenoteles	+++++	Small stenoteles	+
Medium stenoteles	++	Medium stenoteles	rare
Large stenoteles	rare	Large stenoteles	not found
Microbas b-mastig.	++++	Microbas b-mastig.	rare
Desmonemes	+++++	Desmonemes	rare
O-isorhizas	not found	Drop-shaped isorhizas	+++++
Euryteles	absent		

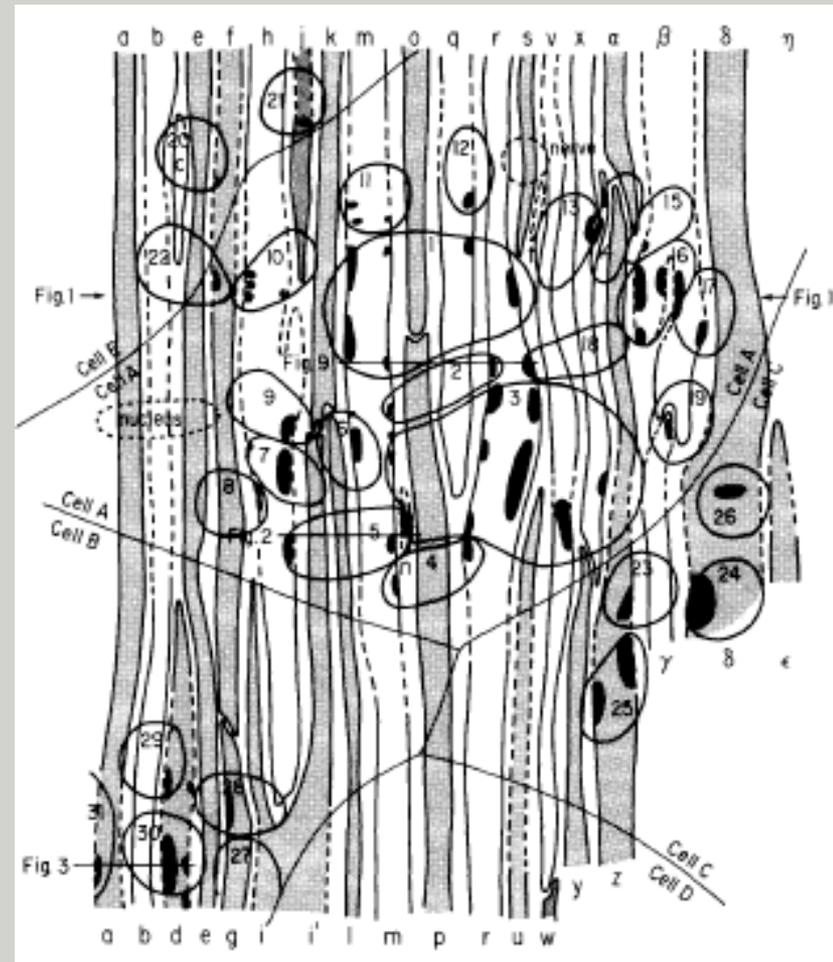
Нематоцисты *Tubularia larynx* (Ostman et al, 1995)

Функциональная группировка нематоцитов: устройство батареи стрекательных клеток у гидры

У гидры и некоторых других книдарий нематоциты образуют кластеры, в которых одна крупная токсин-содержащая стенотела окружена десмонемами и изоризами



Kass-Simon (2002)

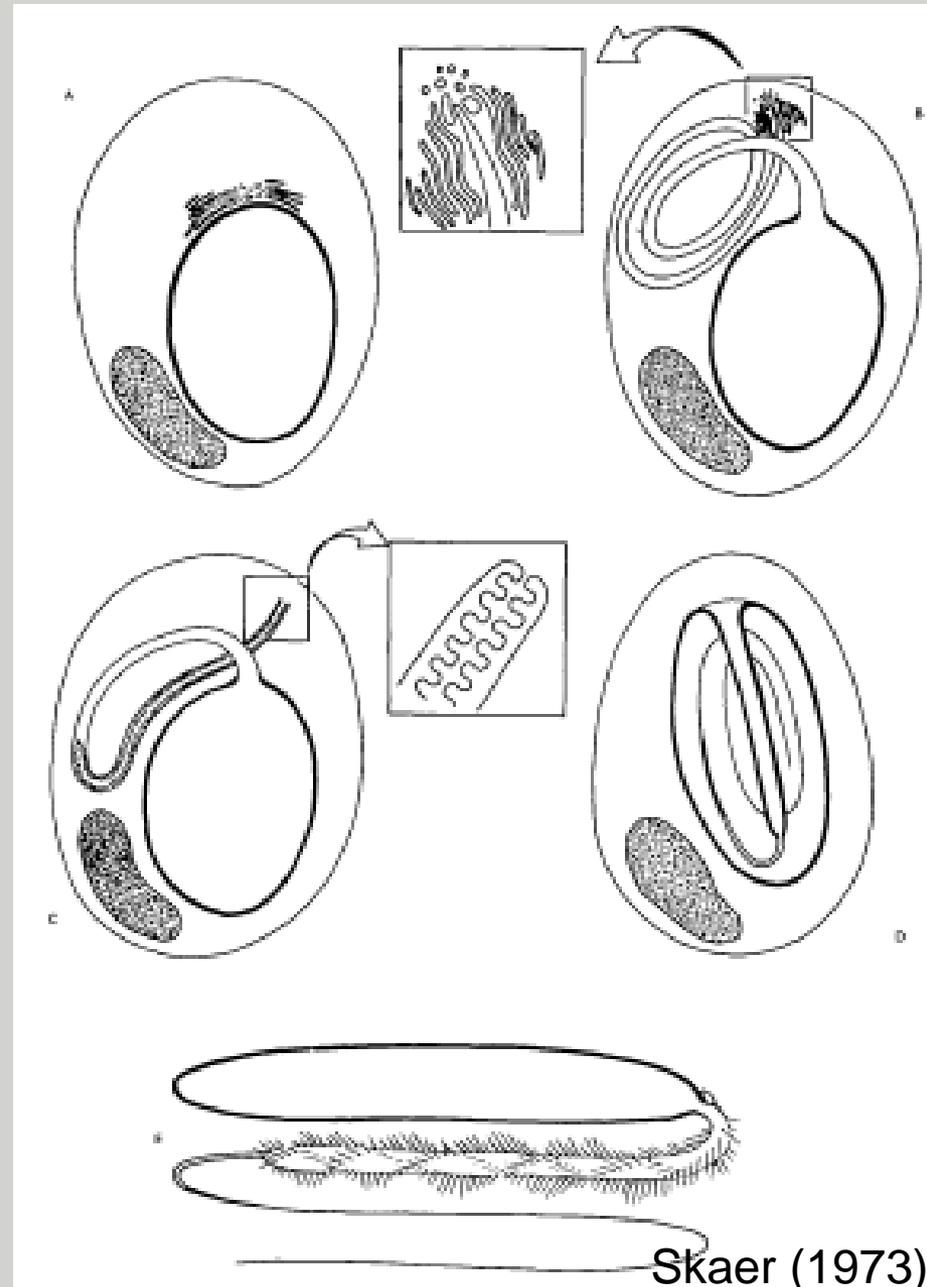


Campbell (1987)

Общее устройство стрекательных капсул и их развитие

Книдоциста – это внутриклеточная органелла, сложноустроенная вакуоль, которая образуется эндоплазматическим ретикуломом и аппаратом Гольджи книдоцита (Skaer, 1973; Kass-Simon, Scappaticci, 2002). В невыстрелившем виде она состоит из стрекательной капсулы, покрытой вакуолярной мембраной, и стрекательной нити, ввёрнутой внутрь капсулы.

Стенки стрекательной капсулы двуслойные. Наружний слой состоит из глобулярных белков, а внутренний – из пучков коллагено-подобных фибрилл (полимер белка миниколлагена) (Holstein et al., 1994). Стенка капсулы содержит высокую концентрацию серы.

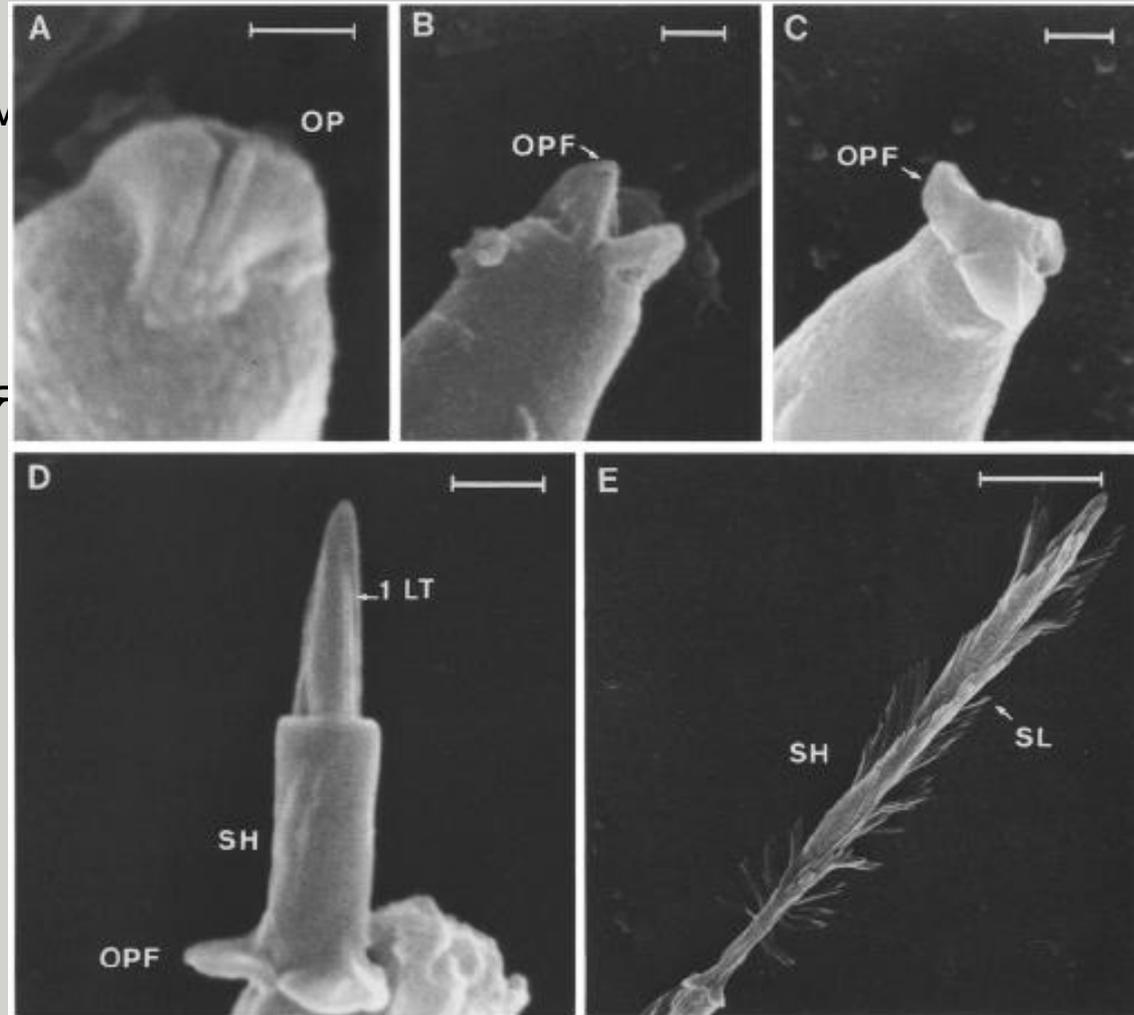


Процесс выстреливания стрекательной капсулы

Нематоцисты покрыты крышечкой (у Hydrozoa и Scyphozoa) или трёхстворчатым клапаном (у кораллов). В ответ на подходящий стимул крышечка открывается и стрекательная нить взрывообразно выворачивается

Основные этапы:

- 1) Активация процесса стимулом,
- 2) открытие крышечки,
- 3) выворачивание основания стрекательной нити,
- 4) выворачивание стрекательной нити и
- 5) выделение на поверхности нити растворимого внутрикапсулярного содержимого.



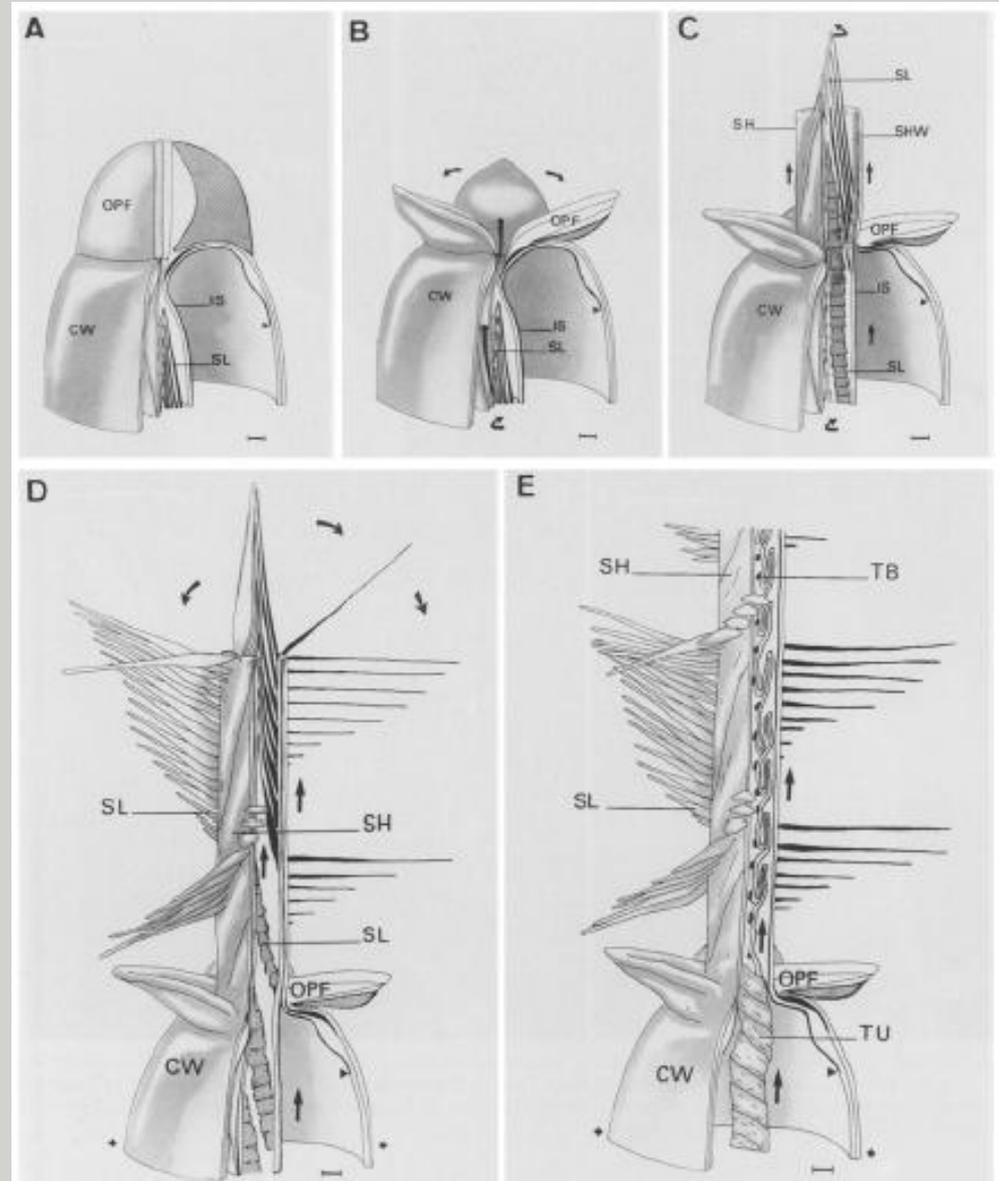
Godknecht et al (1988)

Механизм выстреливания нематоцист:

1) Гипотеза «сжатия» капсулы внутриклеточными фибриллами. Нематоцисты способны выстреливать в изолированном состоянии (Godknecht et al, 1988), но процесс часто проходит аномально (Endean et al, 1991).

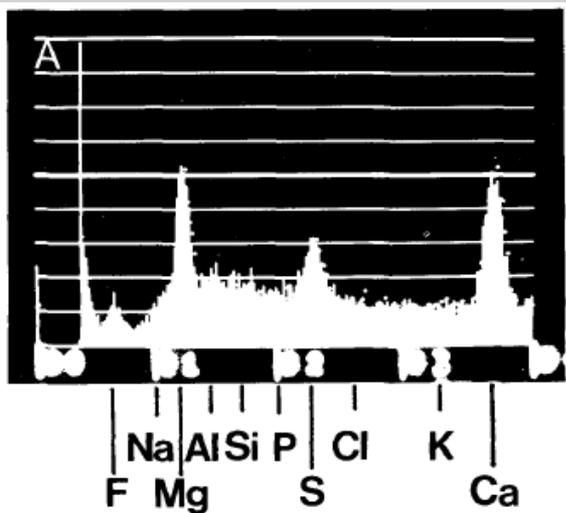
2) Гипотеза аккумуляции структурной энергии в процессе нематогенеза. Гипотеза поддерживается тем, что в процессе выстреливания стрекательная нить удлиняется и раскручивается (Godknecht et al, 1988).

3) Осмотическая гипотеза. Основная действующая сила – высокое внутрикапсулярное осмотическое давление.



Godknecht et al (1988)

Осмотическая гипотеза выстреливания нематоцист.



(Weber et al, 1987)

- 1) Высокое внутрикапсулярное осмотическое давление, поддерживается благодаря повышенной внутрикапсулярной концентрации ионов (катионов Ca^{++} и Mg^{++} (Weber et al, 1987), полианионов углутаминовой кислоты (Weber, 1990)) и избирательно проницаемой мембраны.
- 2) В начале процесса мембрана нематоцисты контактирует с клеточной мембраной, капсула обменивается ионами со внешней средой.

В процессе выстреливания происходит выделение Ca^{++} , потребление воды (Lubbock, 1981). Объем капсулы увеличивается на 180%. Увеличение осмотического давления может быть связано с заменой двухвалентных катионов на одновалентные (Hidaka et al, 1993) или высвобождением анионных остатков.

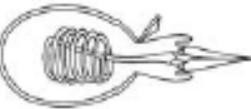
(Lubbock, 1981)

	n	% dry mass	Na	Mg	P	S	Cl	K	Ca	Rb
Sea water (standard)	—	23.4	314	36	—	19	446	7	7	80
Cytoplasm of unexcited nematocyte	24	19 ± 2	52 ± 15	14 ± 2	67 ± 2	70 ± 2	152 ± 2	138 ± 2	18 ± 2	19 ± 2
Contents of undischarged nematocyst	50	44 ± 4	44 ± 7	73 ± 6	72 ± 2	88 ± 2	26 ± 3	22 ± 3	542 ± 20	15 ± 5
Contents of discharging nematocyst	13	27 ± 2	272 ± 19	63 ± 8	43 ± 7	52 ± 7	250 ± 18	17 ± 3	90 ± 18	57 ± 4
Contents of forming nematocyst	9	34 ± 3	45 ± 15	63 ± 6	40 ± 5	183 ± 10	236 ± 12	75 ± 2	2 ± 2	14 ± 2

Схематичная последовательность событий при образовании и выстреливании нематоцисты. Гипотеза Verking&Herrmann (2005):

- 1) Внутрикапсулярное давление не отличается от клеточного.
- 2) Внутрикапсулярная концентрация Ca^{++} низкая.
- 3) Внутрикапсулярное содержимое имеет кислый pH.
- 4) Процесс выстреливания активируется деполяризацией клеточной мембраны, открытием крышечки капсулы и быстрым высвобождением протонов из капсулы по градиенту концентраций. Первичное разбухание капсулы происходит благодаря отталкиванию освободившихся анионных остатков.

5) Затем в капсулу входят различные катионы и вода, объём капсулы продолжает увеличиваться. Стрекательная нить – выворачивается благодаря увеличению давления внутри капсулы.

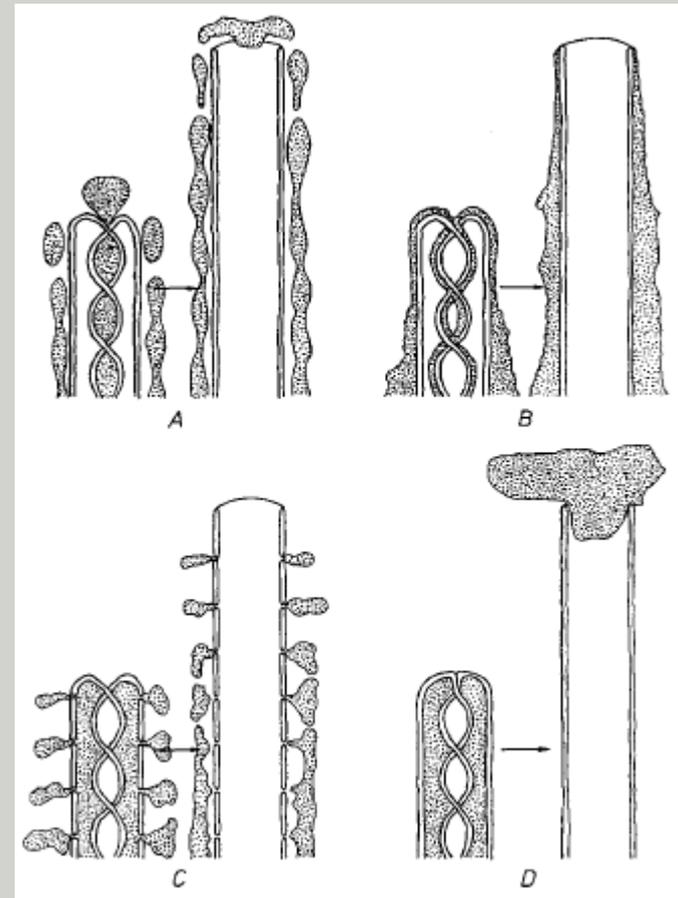
	<p>Polyglutamic acid (pG) synthesis starts,</p> <ul style="list-style-type: none"> - spines form inside the tubule, - cyst-bearing cell moves to destination, - capsule often soft, - cyst is not yet ready to discharge. 	<p>At low pH pG is protonated and forms aggregates due to hydrogen bonds between carboxyl groups.</p> $\begin{array}{c} \text{COOH} \text{HOOC} \\ \text{COOH} \text{HOOC} \end{array}$ <p>Internal potassium concentration similar to that in cytoplasm, difference of osmotic pressure across cyst wall almost zero.</p>
	<p>Finally, cyst shrinks, ready to discharge.</p> <p>Triggering causes cyst swelling (50 μsec), then discharge, stylet emerges.</p>	<p>Further decrease of internal pH.</p> <p>Release of protons, rapid swelling caused by electrostatic repulsion of dissociated carboxyl groups of pG, "Coulomb explosion," first step of discharge.</p> $\begin{array}{c} \text{COO}^- \\ \text{COO}^- \end{array} \quad \begin{array}{c} ^- \text{OOC} \\ ^- \text{OOC} \end{array}$
	<p>Tubule evaginates.</p>	<p>Further swelling caused by cation and water uptake, generation of osmotic pressure, second step of discharge.</p> $\begin{array}{c} \text{COO}^- \\ \text{COO}^- \end{array} \quad \begin{array}{c} \oplus \\ \text{H}_2\text{O} \\ \oplus \end{array} \quad \begin{array}{c} \oplus \\ ^- \text{OOC} \\ \oplus \\ ^- \text{OOC} \end{array}$ <p>Altered pH causes conformational changes in tubule wall components, helps to unfold tubule, third step of discharge.</p>

Локализация ядовитых веществ в нематоцистах и механизм выделения яда.

Пенетрантам, в частности стенотелам, эврителам и мастигофорам, часто приписывают отравляющее воздействие на жертву. Состав биологически активных веществ в книдариях, их действие на различных позвоночных и предполагаемое действие на человека хорошо изучены (Beress, 1982; Burnett, 2001; Anderluh, Macek, 2002; Nevalainen et al, 2004 и др.).

Однако точная локализация токсинов в стрекательных капсулах была определена только для мастигофор актиний *Aiptasia pallida* (Grotendorst, Hessinger, 1999), *Anemonia viridis* (Thomason, 1991), кубомедуз *Chironex fleckeri* (Endean et al, 1991) и для эврител сцифомедуз *Rhopilema nomadica* (Lotan et al, 1996).

Механизм выделения ядовитых веществ подробно не описан. По-видимому, выделение яда происходит согласно варианту «D».



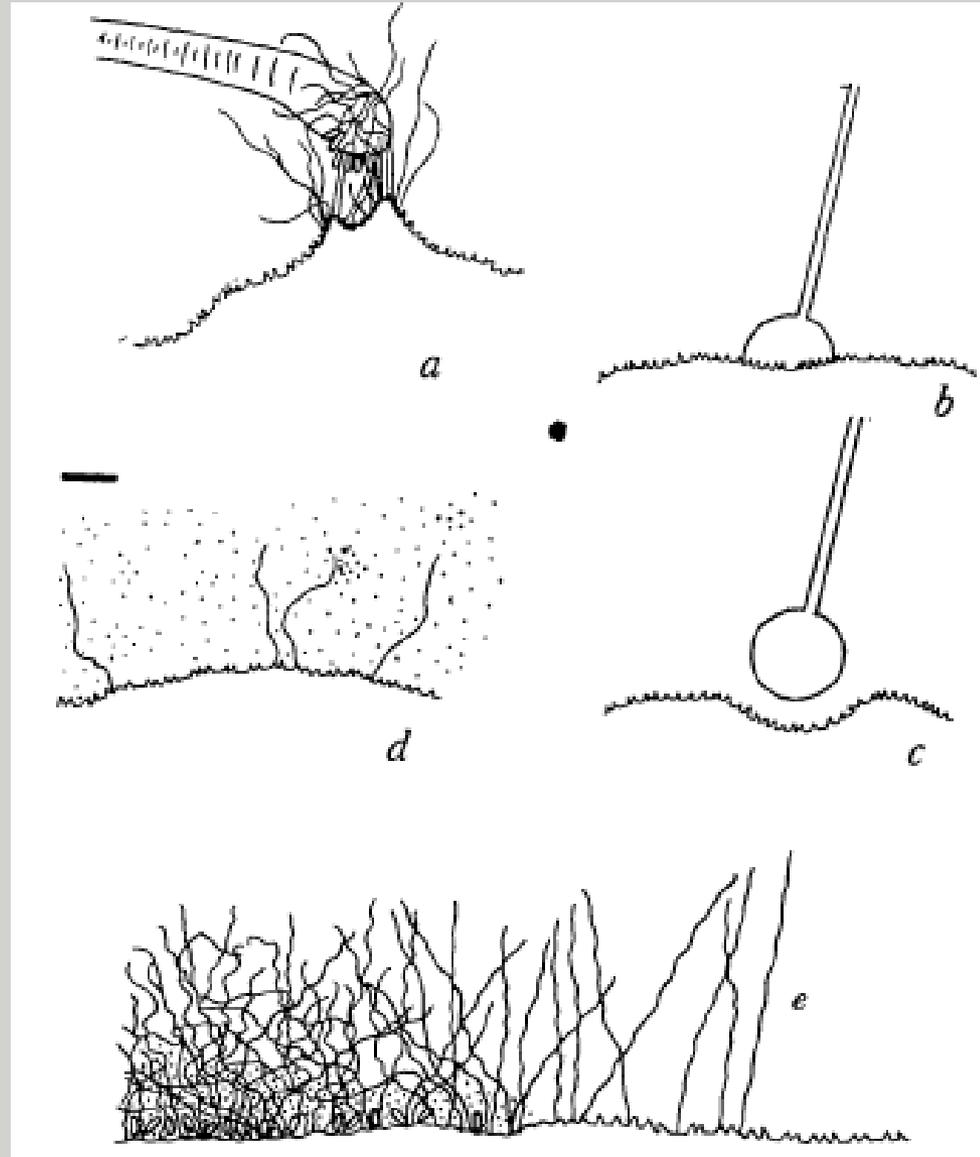
(Thomason, 1991)



(Endean et al, 1991)

Механизмы регуляции. Избирательное выстреливание нематоцист: опыты Pantin (1942).

- 1) Нематоцисты актинии *Anemonia sulcata* реагируют на прикосновение человеческого волоса (a) или кусочка кожи, но не реагируют на прикосновение стеклянной палочки (b, c), гранул песка.
- 2) Выстреливание можно вызвать, растерев щупальце о сухую стеклянную поверхность.
- 3) Нематоцисты актиний спонтанно реагируют на раствор слюны (d), раствор таурохлората натрия (e) и многие другие вещества.
- 4) Нематоцисты гидры не реагируют на инфузорий *Kerona pediculus* и *Trichodina pediculus*, но реагируют на инфузорий *Coleps* (Zick, 1929, 1932).
- 5) Локальный ответ вызывает электрическая стимуляция.



Избирательное выстреливание нематоцист: хемотрепторная регуляция (Pantin, 1942)

Спонтанное выстреливание нематоцист *Anemonia sulcata* вызывают:

- 1) Снижение pH ниже 2.
- 2) Добавление раствора KCl (одновременно с сокращением мускулатуры и экструзией нематоцист).
- 3) Различные белковые вещества (яичный альбумин, слюна) (одновременно с закручиванием щупалец).
- 4) Некоторые малоцепочечные жирные кислоты (C2-C8).
- 5) Желчные соли, сапонин, таурохлорат.
- 6) Некоторые спирты (C2-C5), ацетон.

Большинство веществ, которые вызывают выстреливание нематоцист, одновременно вызывают сокращение щупалец, экструзию нематоцист; а также являются цитолитическими веществами, которые в высокой концентрации ведут к постепенному цитолизу щупальца. В большинстве случаев эффект хемотрептора можно заблокировать высокой концентрацией Mg^{++} .

Спонтанного выстреливания нематоцист *Anemonia sulcata* не вызывают: растворы многих аминокислот, некоторых сахаров (сахароза) и спиртов (глицерол).

Многие вещества вызывают реакцию только при одновременной механической стимуляции (человеческая слюна, слизистые секреты моллюсков).

Избирательное выстреливание нематоцист: кооперация хемо и механо рецепторной регуляции (Pantin, 1942)



Наиболее легко вызвать реакцию выстреливания нематоцист одновременной химической и механической стимуляцией, – дотрагиваясь до книдоциля в присутствии химических стимуляторов.

Вызвать реакцию нематоцист можно, намочив покровное стекло слюной и прикрыв им щупальце книдарии, или дотронувшись до щупальца кусочком кожи, волосом. Данный опыт можно повторить, если предварительно пропитать химическим стимулятором кусочек шерсти, шарик желатина или агара, окунуть в раствор со стимулятором стеклянную палочку и т.д.

Избирательное выстреливание нематоцист: хеморецепторная регуляция

Объект исследований: изоризы актиний *Styrodactyla haddoni*, мастигофоры и спироцисты актиний *Aiptasia pallida* (Lubbock, 1979; Thorington, Hessinger, 1988). Исследовано влияние более 60 химических веществ различного строения: белков, гликопротеинов, полисахаров, липидов. Предлагаемый актинии хемостимулятор был адсорбирован на стеклянную палочку. Палочка подводилась к щупальцу методом прикосновения или удара.

Compound	Touch method			Strike method			n
	0	1	2	0	1	2	
Glass rod + polylysine (control)	20	—	—	19	1	—	40
Cytochrome c	4	1	—	3	1	1	10
Pepsin	5	—	—	—	2	3	10
Trypsin	4	—	1	2	1	2	10
Lysozyme chloride	4	—	1	1	—	4	10
Ovalbumin	4	—	1	1	—	4	10
Myoglobin	2	2	1	—	—	5	10
Serum albumin	1	—	4	—	—	5	10
γ -globulin	—	1	4	—	—	5	10
Submaxillary mucin	—	1	4	—	—	5	10
β -lactoglobulin	—	—	5	—	—	5	10
α -casein	—	—	5	—	—	5	10

Реакция нематоцист актиний на белки и гликопротеины (Lubbock, 1979).

Реакция нематоцист актиний на белки и гликопротеины (Thorington, Hessinger, 1988).

Compound	Pellet			Glass rod			Weighted averages
	0	1	2	0	1	2	
None	19	1	—	10	—	—	0.03
α -casein	6	14	—	—	10	—	0.80
Cytochrome C (horse)	2	18	—	—	10	—	0.93
Pepsin (porcine)	—	20	—	—	10	—	1.00
Trypsin	—	20	—	—	10	—	1.00
Haemoglobin	4	16	—	—	—	10	1.20
Lysozyme (egg white)	—	—	20	—	10	—	1.67
Myoglobin (equine)	4	—	16	—	—	10	1.73
Ovalbumin (hen)*	—	—	20	—	—	10	2.00
Polylysine	—	—	20	—	—	10	2.00
α -globulin (bovine)*	—	—	20	—	—	10	2.00
Serum albumin*	—	—	20	—	—	10	2.00
Submaxillary mucin*	—	—	20	—	—	10	2.00
Gastric mucin*	—	—	20	—	—	10	2.00

Нематоцисты реагируют на различные белковые производные, наиболее мощный ответ вызывают гликопротеины, муцин и поли-L-лизин.

Реакция нематоцист актиний на различные аминокислоты (Thorington, Hessinger, 1988).

Compound	Pellet			Glass rod			Weighted averages
	0	1	2	0	1	2	
Diphenhydramine	20	—	—	10	—	—	0
Tripelennamine	20	—	—	10	—	—	0
Cimetidine	20	—	—	10	—	—	0
Glutathione (reduced)	14	6	—	10	—	—	0.20
Aspartic acid	—	20	—	10	—	—	0.67
Glutamic acid	—	20	—	10	—	—	0.67
Valine	10	10	—	—	10	—	0.67
Lysine	14	—	6	—	10	—	0.73
Serine	6	14	—	—	10	—	0.80
Alanine	2	18	—	—	10	—	0.93
Glycine	—	20	—	—	10	—	1.00
Cysteine	—	20	—	—	10	—	1.00
Histidine	—	20	—	—	10	—	1.00
Hydroxyproline	—	20	—	—	10	—	1.00
Hydroxylysine	—	20	—	—	10	—	1.00
Leucine	—	—	20	—	10	—	1.67
Proline	—	—	20	—	10	—	1.67
Glutamine	—	—	20	—	10	—	1.67
Histamine	—	—	20	—	10	—	1.67

Не все аминокислоты вызывают реакцию нематоцист. Наиболее мощный ответ вызывают лейцин, пролин, глутамин и гистамин.

Реакция нематоцист на различные полисахара (Lubbock, 1979)

Compound	Touch method			Strike method			n
	0	1	2	0	1	2	
Glass rod (control)	5	-	-	5	-	-	10
Agarose	5	-	-	5	-	-	10
Chondroitin 4-sulphate	5	-	-	5	-	-	10
Chondroitin 6-sulphate	5	-	-	5	-	-	10
Dextran	5	-	-	5	-	-	10
Dextran sulphate	5	-	-	5	-	-	10
Heparin	5	-	-	5	-	-	10
Pectin	5	-	-	5	-	-	10
Starch	5	-	-	4	1	-	10
Glycogen	4	1	-	3	2	-	10
Hyaluronic acid	-	3	2	-	2	3	10
Submaxillary mucin (control)	-	-	5	-	-	5	10

Нематоцисты реагируют только на гиалуроновую кислоту и в меньшей степени - на гликоген.

Реакция нематоцист на различные моно и мукополисахариды (Thorington, Hessinger, 1988)

Compound	Pellet			Glass rod			Weighted averages
	0	1	2	0	1	2	
A. Monosaccharides:							
Galactosamine	20	—	—	10	—	—	0
Glucosamine	20	—	—	10	—	—	0
Galactose	18	2	—	—	10	—	0.40
Glucose	8	12	—	7	3	—	0.50
Inositol	—	20	—	—	10	—	1.00
N-Acetylgalactosamine	4	—	16	3	—	7	1.53
N-Acetylglucosamine	2	—	18	—	—	10	1.87
N-Acetylneuraminic acid	—	—	20	—	—	10	2.00
Amygdalin	—	—	20	—	—	10	2.00
Fucose	—	—	20	—	—	10	2.00
B. Mucopolysaccharides:							
Heparin	20	—	—	10	—	—	0
Chondroitin-6-sulphate	—	20	—	—	10	—	1.00
Hyaluronic acid	—	—	20	—	—	10	2.00

Нематоцисты реагируют на различные N-ацетилированные моносахара, а также хондроитин сульфат и гиалуроновую кислоту.

Реакция нематоцист на различные липиды (Lubbock, 1979)

Реакция нематоцист в ответ на добавление липидов слабая, вызывается преимущественно различными холинами

Compound	Touch method			Strike method			n
	0	1	2	0	1	2	
Glass rod (control)	5	—	—	5	—	—	10
Cholesterol	5	—	—	5	—	—	10
Cholesterol palmitate	5	—	—	5	—	—	10
Oleic acid	5	—	—	5	—	—	10
Phosphatidyl choline	5	—	—	5	—	—	10
Lysolecithin	5	—	—	4	1	—	10
Palmitic acid	5	—	—	4	1	—	10
Squalene	5	—	—	4	1	—	10
Phosphatidyl inositol	5	—	—	3	1	1	10
Triolein	5	—	—	2	2	1	10
Phosphatidyl serine	3	1	1	1	2	2	10
Submaxillary mucin (control)	—	—	5	—	—	5	10

Compound	Pellet			Glass rod			Weighted averages
	0	1	2	0	1	2	
Phosphatidyl ethanolamine*	20	—	—	10	—	—	0
Squalene	16	4	—	10	—	—	0.13
Sphingomyelin	16	4	—	10	—	—	0.13
Lysophosphatidyl choline	14	6	—	—	10	—	0.53
Gangliosides (brain)	6	14	—	—	10	—	0.80
Phosphatidyl choline (egg yolk)	—	20	—	—	10	—	1.00
Dipalmitoyl phosphatidyl choline	6	8	6	—	10	—	1.00

Реакция нематоцист на различные липиды (Thorington, Hessinger, 1988)

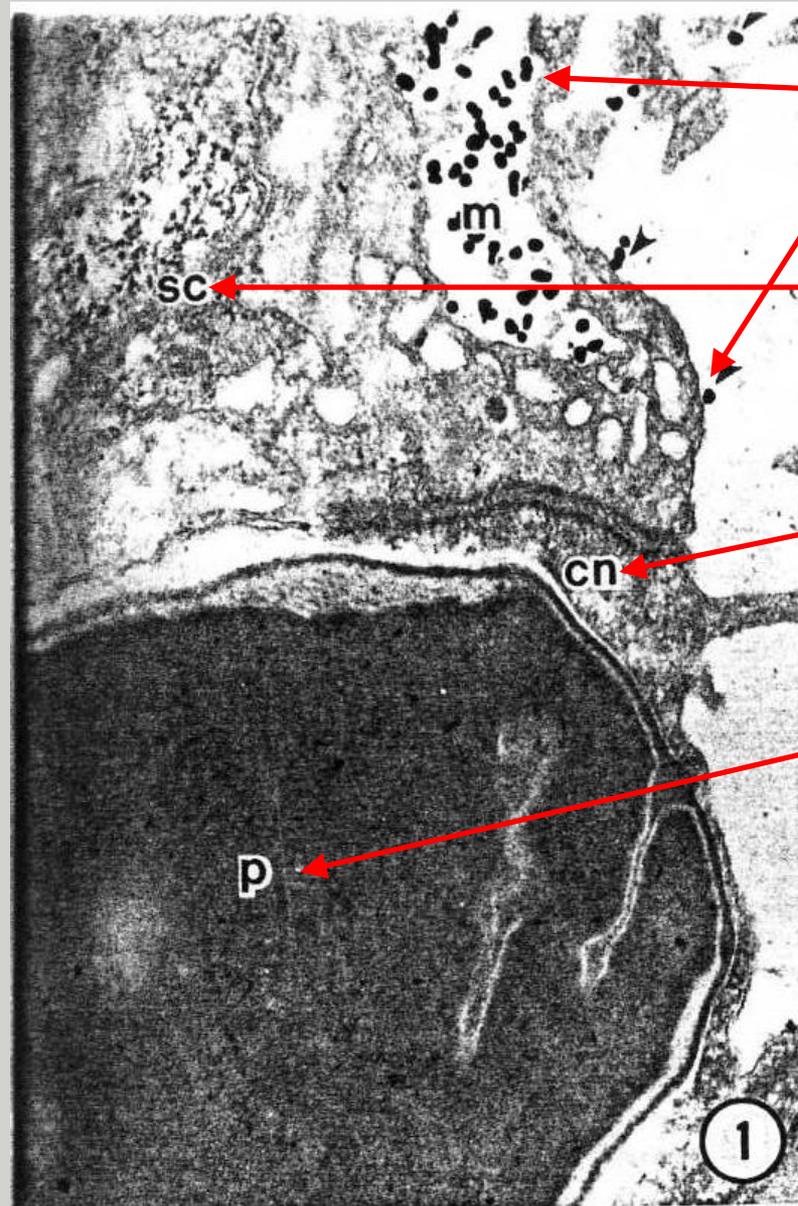
Схема рецептор – опосредованной работы нематоцист (Thorington, Hessinger, 1988)

- 1) Нематоцисты реагируют на белки и аминокислоты (в особенности гликопротеины), а также N-ацетилированные сахара (в особенности N-ацетилнейраминовую кислоту) и мукополисахариды (гиалуроновую кислоту).
- 2) Макромолекулярные агрегаты (муцин, гликопротеины, хитин) находятся на поверхности жертв и несут сенситизаторы хеморецепторов – N-ацетилированные сахара. (Например, муцин находится в слизи на поверхности тела рыб, а хитин, основа кутикулы ракообразных, состоит из N-ацетилированных аминосахаров.) Эти вещества вызывают первичный захват жертвы.
- 3) Пойманная жертва умерщвляется не сразу. В первое время она борется за свою жизнь и может вырваться. Амино-составляющие выделяются из ран жертвы, после того как пенетранты пробили её покровы, и вызывают активацию новых стрекательных капсул.

Локализация хеморецепторов

Точное местоположение хеморецепторов актиний было определено, как область связывания коллоидного золота, на котором адсорбированы стимуляторы выстреливания нематоцист, – белок муцин и аминокислота пролин.

Рецепторы кораллов расположены на апикальной поверхности, поддерживающих клеток. У Hydrozoa рецепторную функцию могут выполнять сами книдоциты.



Область связывания хемостимуляторов

Поддерживающая клетка

Книдоцит

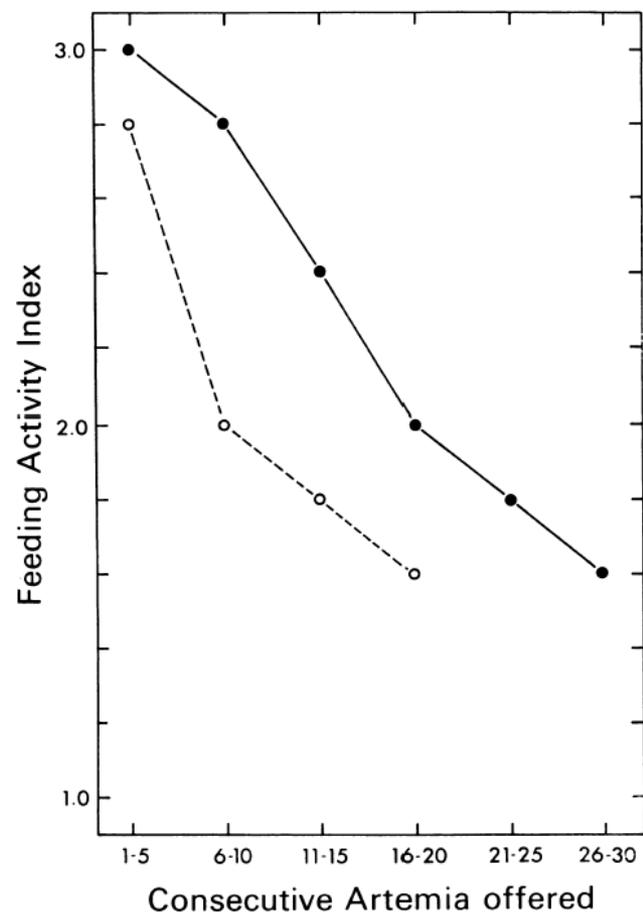
Книдоциста

(Watson, Hessinger, 1987)

Инактивация нематоцист у насытившихся книдарий

Насыщение книдарии сопровождается инактивацией нематоцист, участвующих в питании. Полная инактивация стрекательных капсул гидры наблюдается после захвата более 80 науплиев артемии.

Инактивирующий фактор выделяется в процессе выстреливания из нематоцист (Ruch, Cook, 1984; Clark, Cook, 1986) или из ран жертвы (Grosvenor, Kass-Simon, 1987).



Cumulative number of prey killed

Stenotele response

0-15

Stenoteles most responsive;
prey killed immediately

20-40

Stenoteles less responsive;
prey caught, struggle and then are killed

30-80

Stenoteles intermittently responsive;
captured prey escape or are killed

—

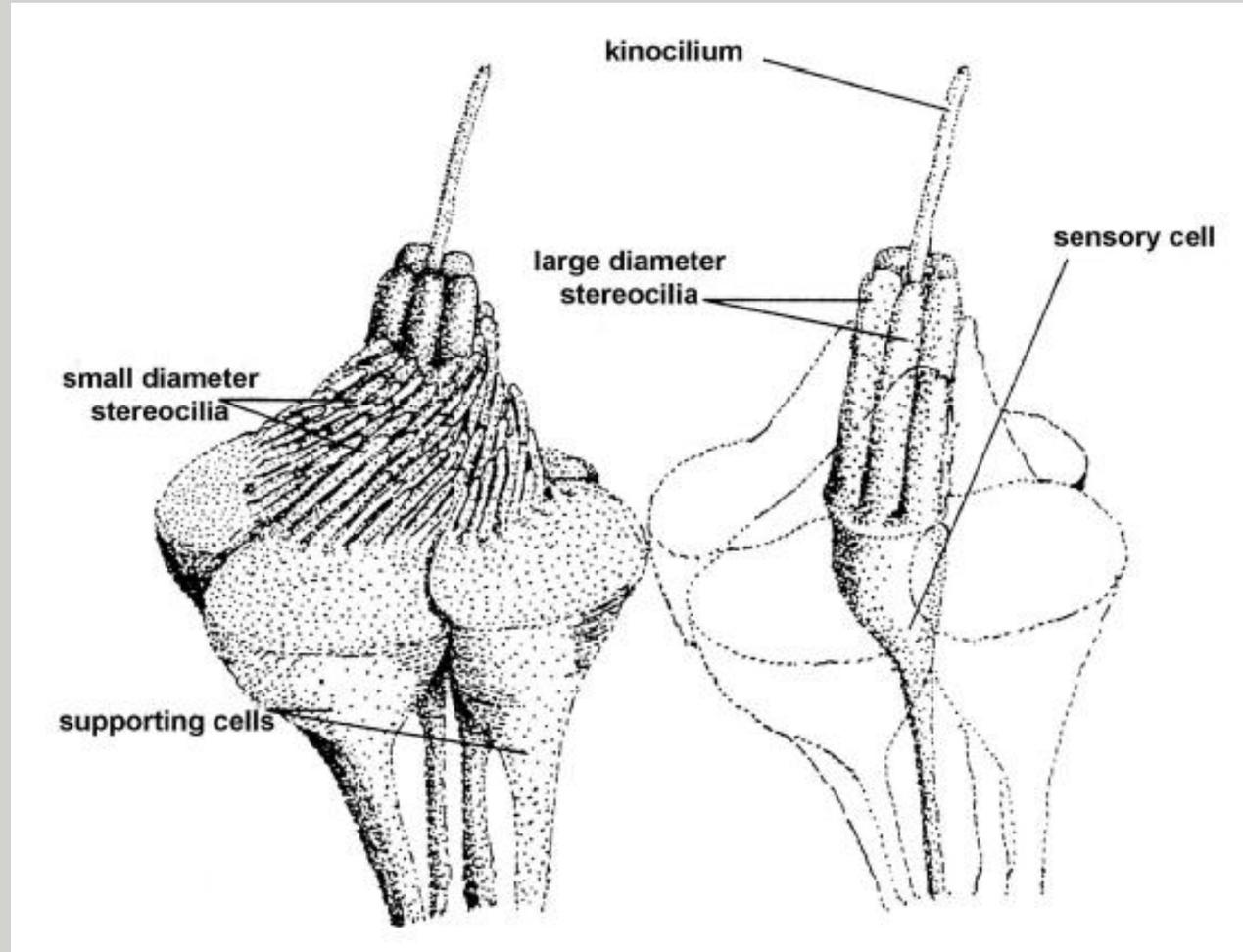
Stenoteles inactive;
captured prey escape or are never captured

Each hydra tested in 1.5 ml of M-solution.

Smith et al
(1974);
Ruch, Cook
(1984)

Механорецепторные образования нематоцист

Механорецепторный комплекс нематоцист у гидроидных и сцифоидных книдарий состоит из жгутика – киноциля (книдоциля), окружённого микровиллярными выростами (стереоцилиями). У кораллов механорецепторный (сенсорно-поддерживающий) комплекс включает микровиллярные выросты соседних, поддерживающих, клеток.



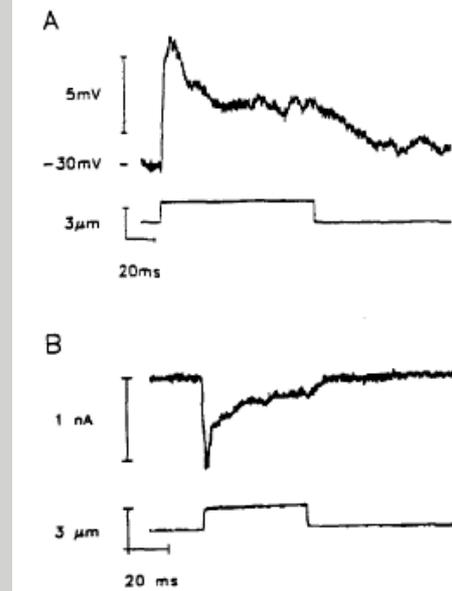
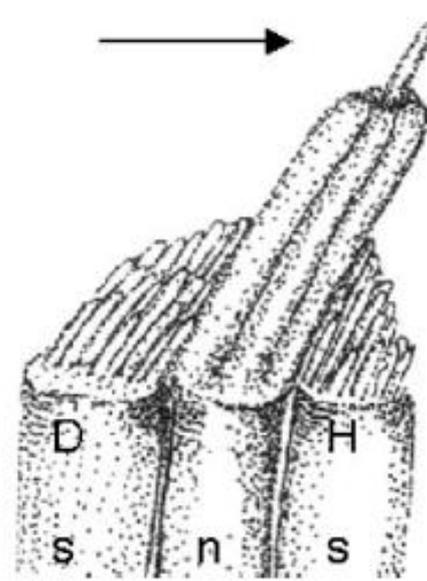
Watson, Roberts (1995)

Надпороговое отклонение книдоциля или микровиллярного конуса от центрального положения вызывает выстреливание стрекательной капсулы.

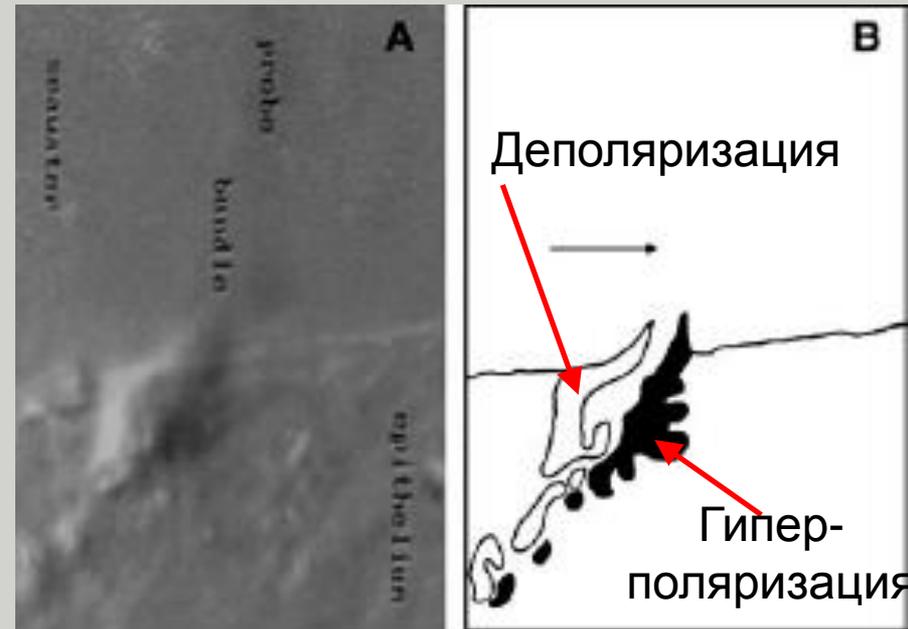
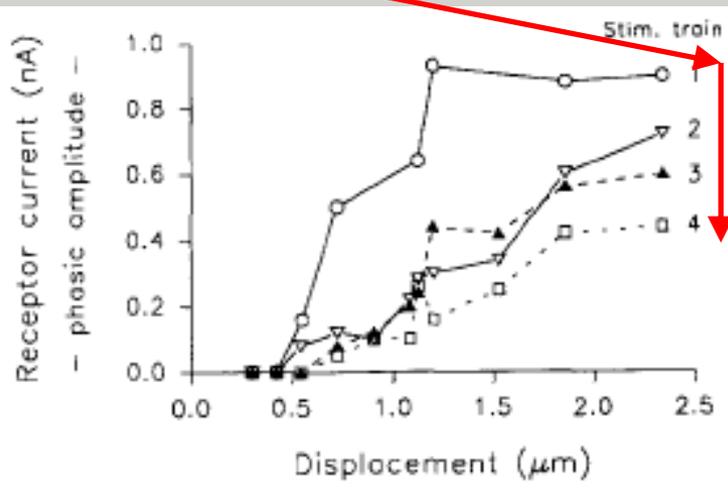
Механизм работы

механорецепторов нематоцист

1. Отклонение книдоциля вызывает деполяризацию одной из нематоцит-поддерживающих клеток (у кораллов) или самого нематоцита.
2. Описанная кинетика деполяризации предполагает прямую механоэлектрическую передачу.
3. Деполяризацию вызывает открытие неселективных ионных каналов (для Na^+ , Ca^{++} и др.).
4. После стимуляции чувствительность рецептора снижается.



Watson, Mire (2004);
Brinkmann et al (1996)

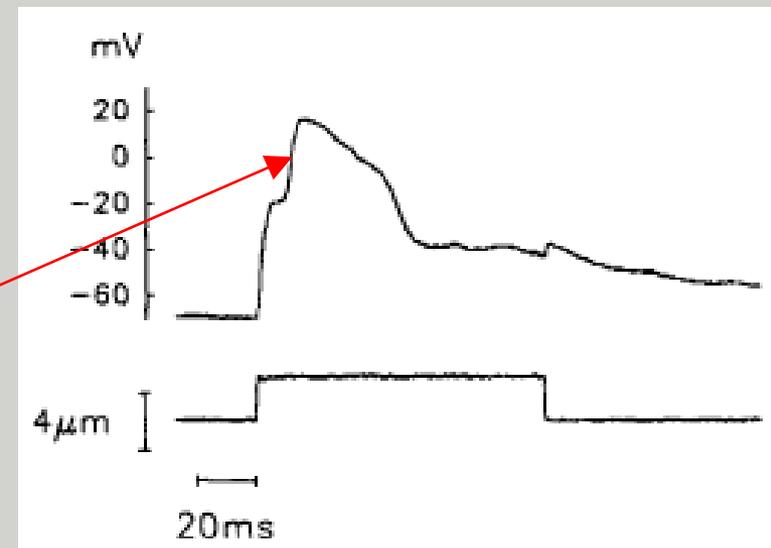
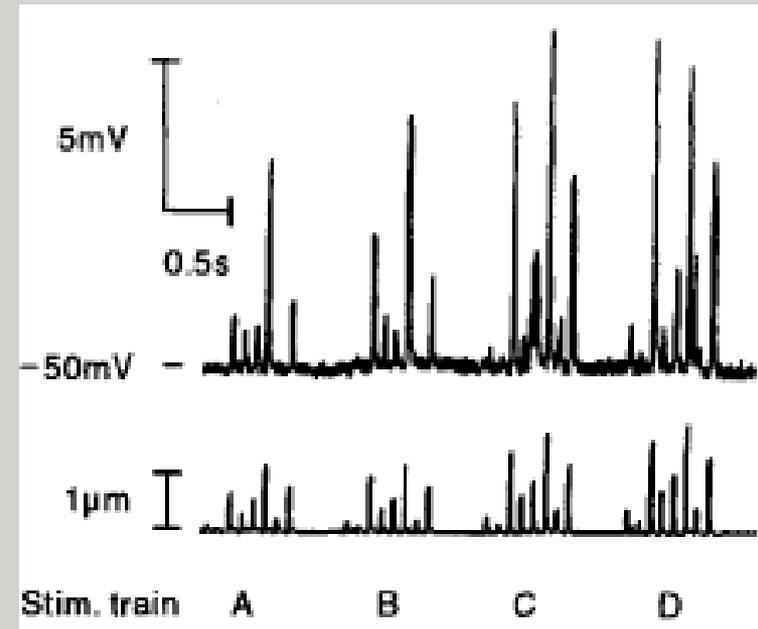


Зависимость деполяризации мембранного потенциала нематоцита от силы (амплитуды) механической стимуляции.

1) Величина деполяризационного потенциала зависит от угла отклонения книдоциля (т.е. от силы стимула). Зависимость описывается сигмоидной кривой (с насыщением).

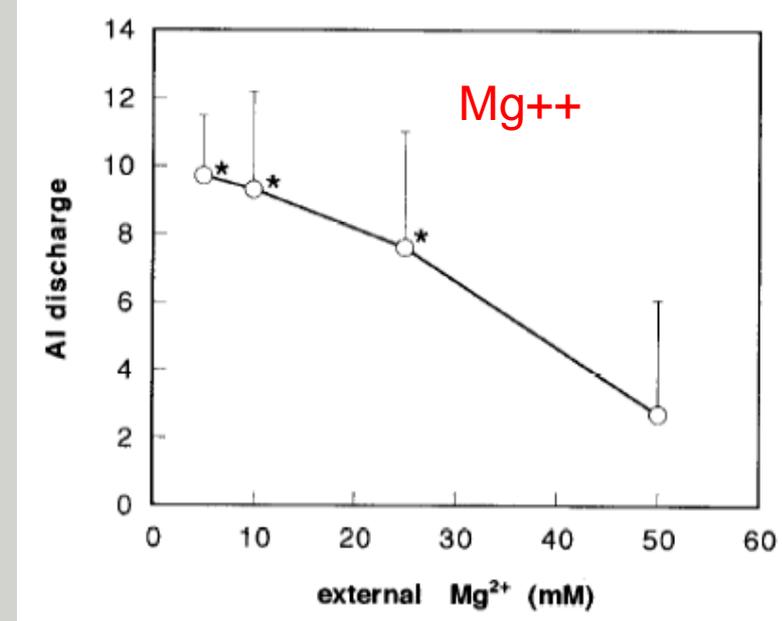
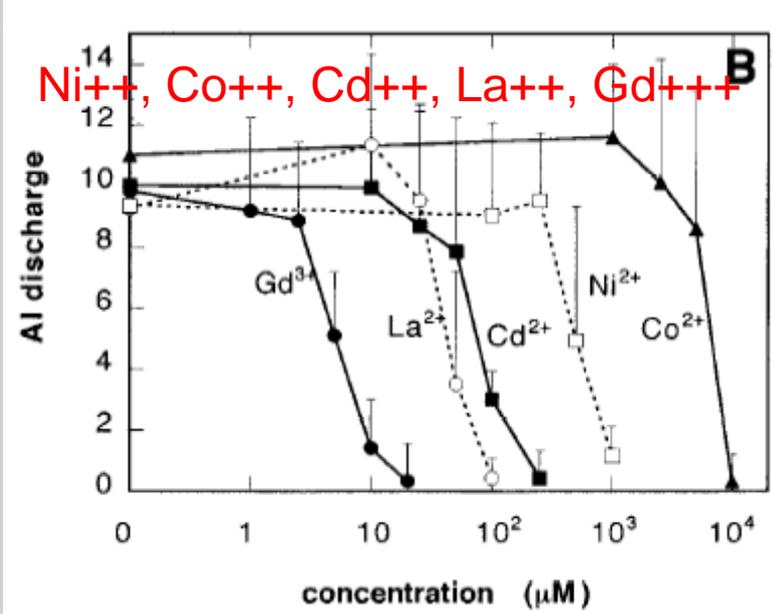
2) Деполяризация выше порогового уровня может вызвать потенциал действия, который приводит к выстреливанию стрекательной капсулы.

3) Потенциал действия редко возникает при чисто механической стимуляции, но чаще при одновременной механо-химической.



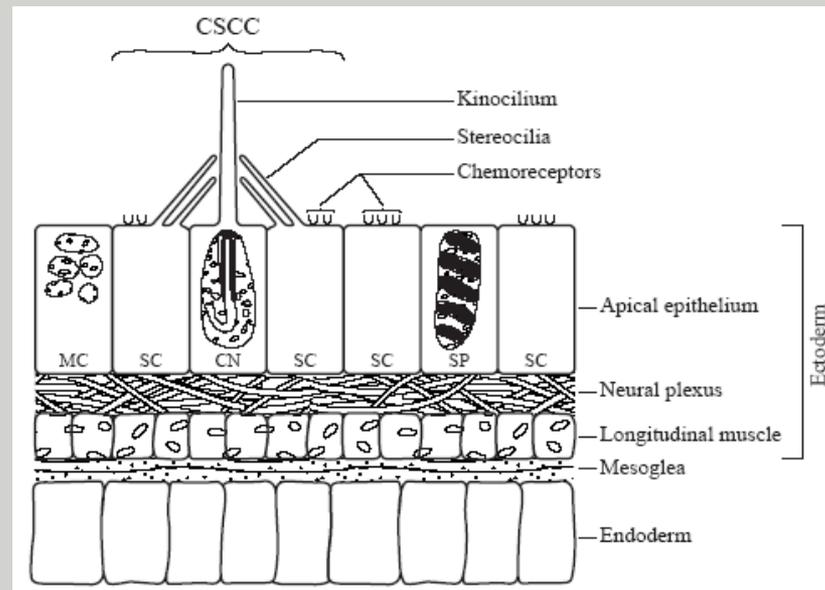
Регуляция выстреливания нематоцист при помощи изменения внутриклеточной концентрации Ca^{++}

- 1) Выстреливание стрекательных капсул, также как и другие процессы экзоцитоза, зависит от соотношения внутри и вне клеточной концентрации ионов кальция и регулируются работой кальциевых каналов.
- 2) Выстреливание различных типов нематоцист ингибируется при недостатке в окружающей среде ионов Ca^{++} , некоторыми блокаторами Ca^{++} каналов, нарушением захвата ионов Ca^{++} во внутриклеточные везикулы.
- 3) Хемостимуляторы (N-ацетилированные сахара и аминокислоты) открывают селективные Ca^{++} каналы. Те каналы, которые можно активировать N-ацетилированными сахарами, блокируются нифедипином и верапамиллом; каналы, которые активируются пролином, блокируются рианодином и прокаином.



Увеличение концентрации Ca⁺⁺ в книдоците или поддерживающих клеток запускает каскад внутриклеточных реакций, который изменяет чувствительность нематоцита:

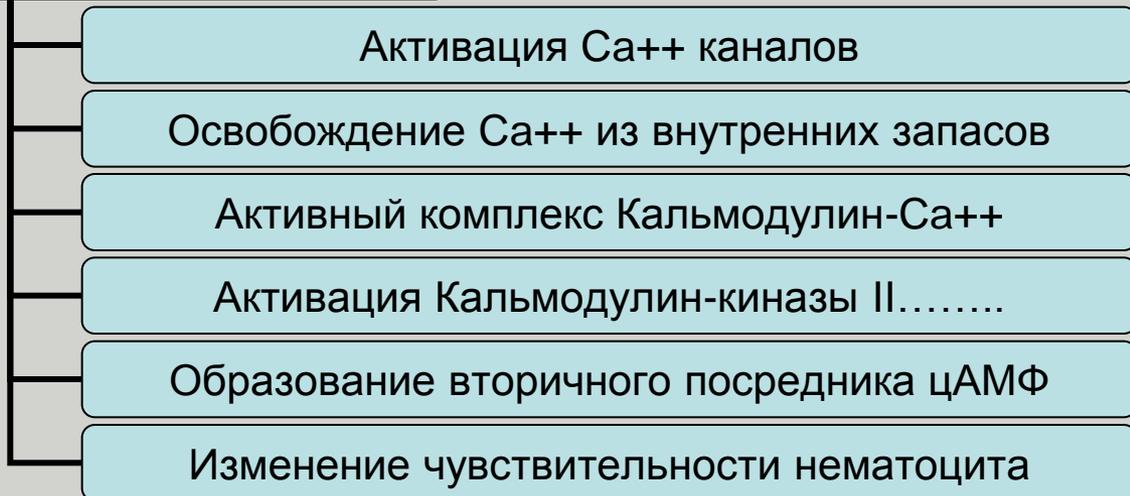
Рецепторы сахаров активируют дигидропиридин-чувствительные кальциевые каналы. Пролин стимулирует продукцию инозитол трифосфата, который в свою очередь стимулирует освобождение Ca⁺⁺ из внутренних запасов. Кальмодулин связывается с рецептором, повышающим уровень Ca⁺⁺, образует активный комплекс и активирует кальмодулин-киназу II.



Ozasmak et al (2001)

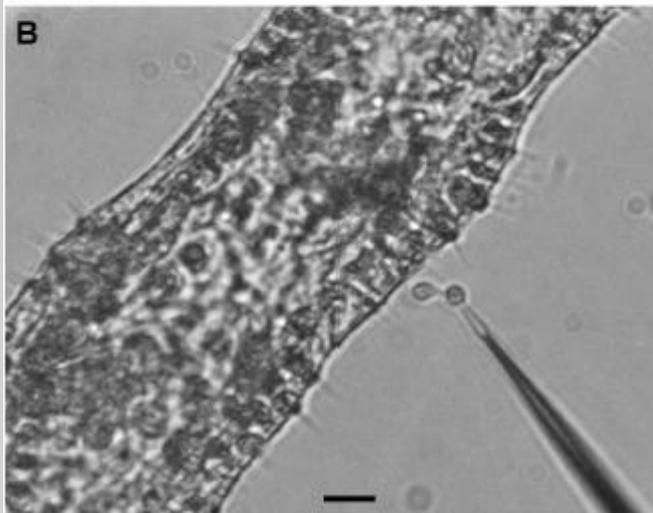
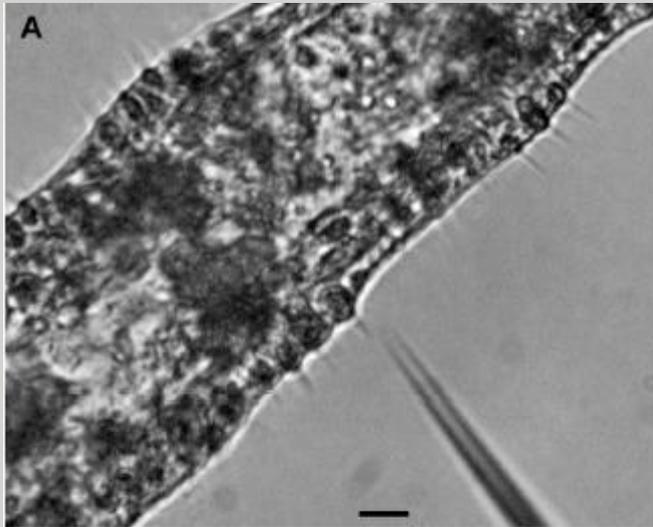
Хемостимуляторы, нейромедиаторы, NO

Вторичным внутриклеточным мессенджером влияния N-ацетилированных сахаров является циклический АМФ.



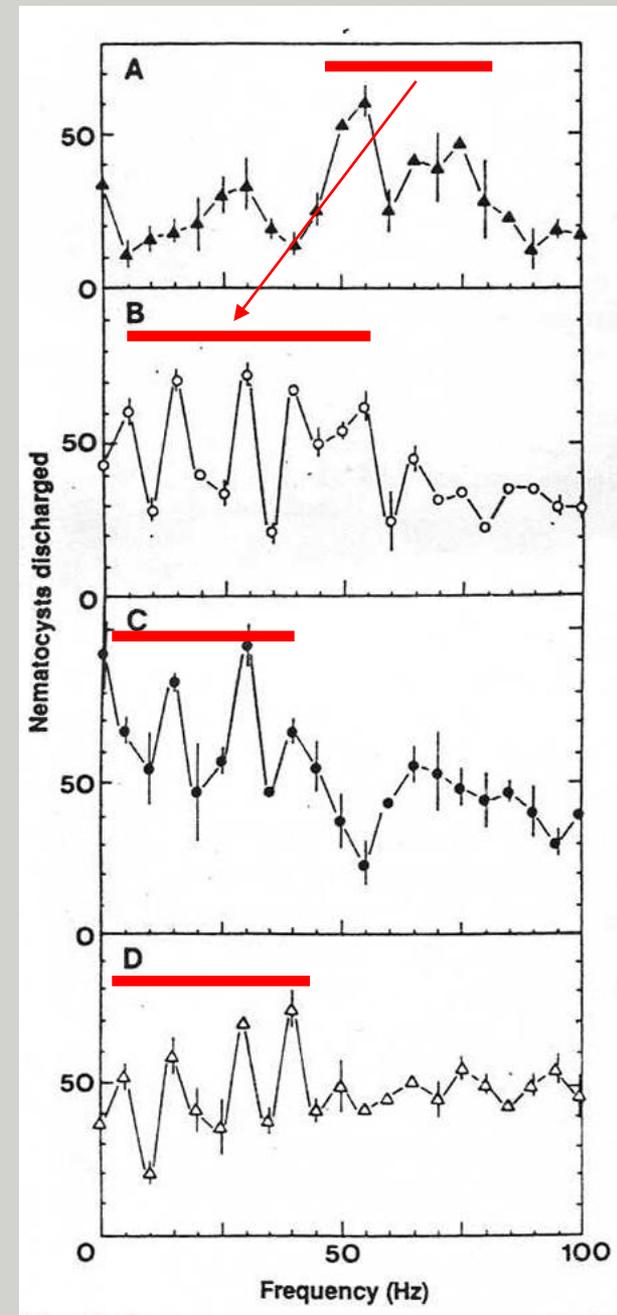
Чувствительность механорецепторов нематоцист к разночастотным колебаниям

Watson, Hessinger (1989) и др.



Kass-Simon,
Scappaticci (2002)

Некоторые механорецепторы стрекательных капсул реагируют не только на прикосновение, но также и на колебания, которые вызывает жертва. Наибольший ответ нематоцист вызывают определённые частоты колебаний. Диапазон чувствительных частот изменяется при воздействии хемостимуляторов. N-ацетилированные сахара смещают диапазон в низкочастотную часть спектра, а аминокислота пролин – в высокочастотную.

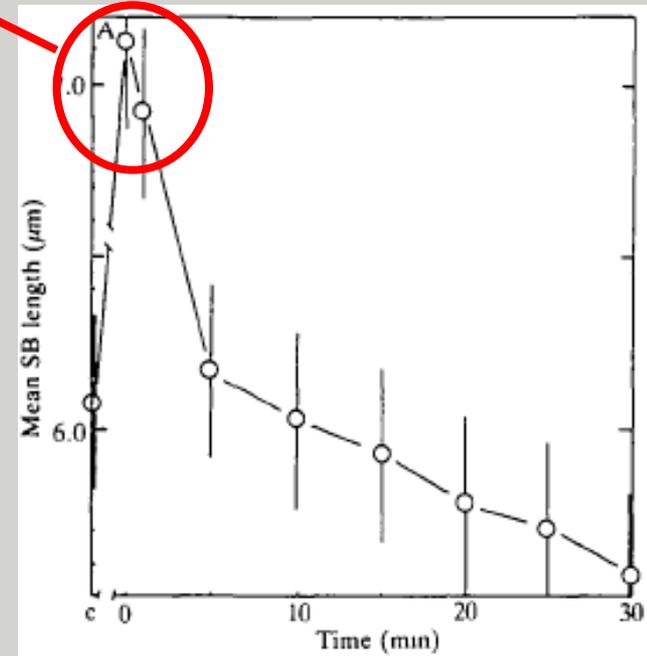
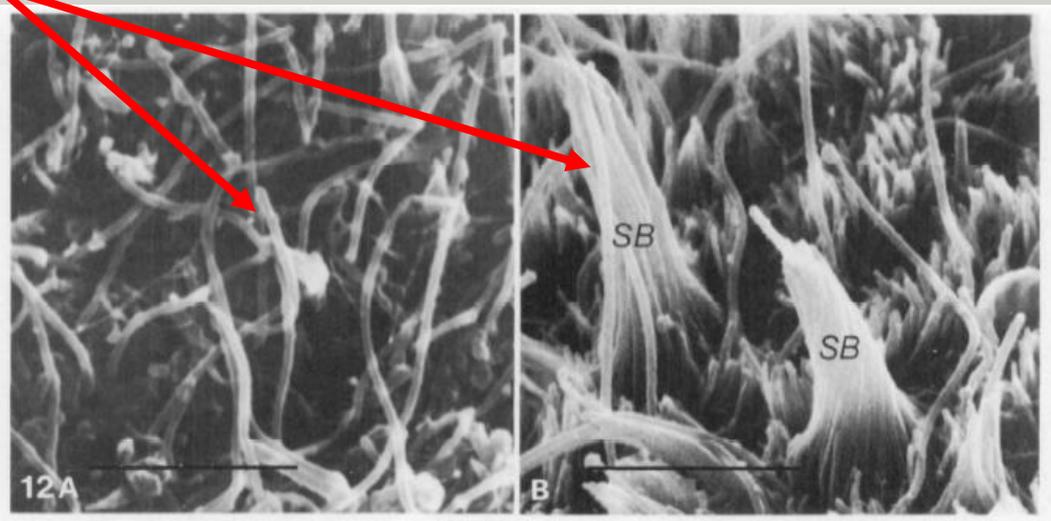
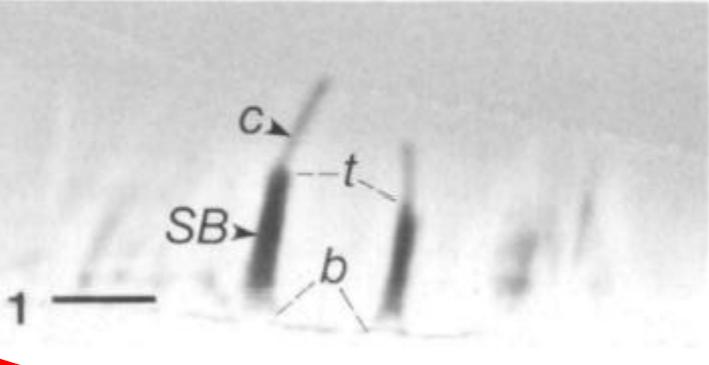


Watson, Hessinger (1989)

Зависимость частотной чувствительности нематоцита от размеров стереовиллей (Watson, Hessinger, 1991)

1) Чувствительность механорецепторов к колебаниям определённой частоты зависит от размеров стереоцилий. Обработка цитохалазином, блокатором полимеризации микротрубочек, приводит к исчезновению стереоцилий в рецепторно-поддерживающих комплексах актиний в течение 3-5 минут. Такие нарушенные механорецепторы реагируют только на статичные воздействия, но не на разночастотные колебания.

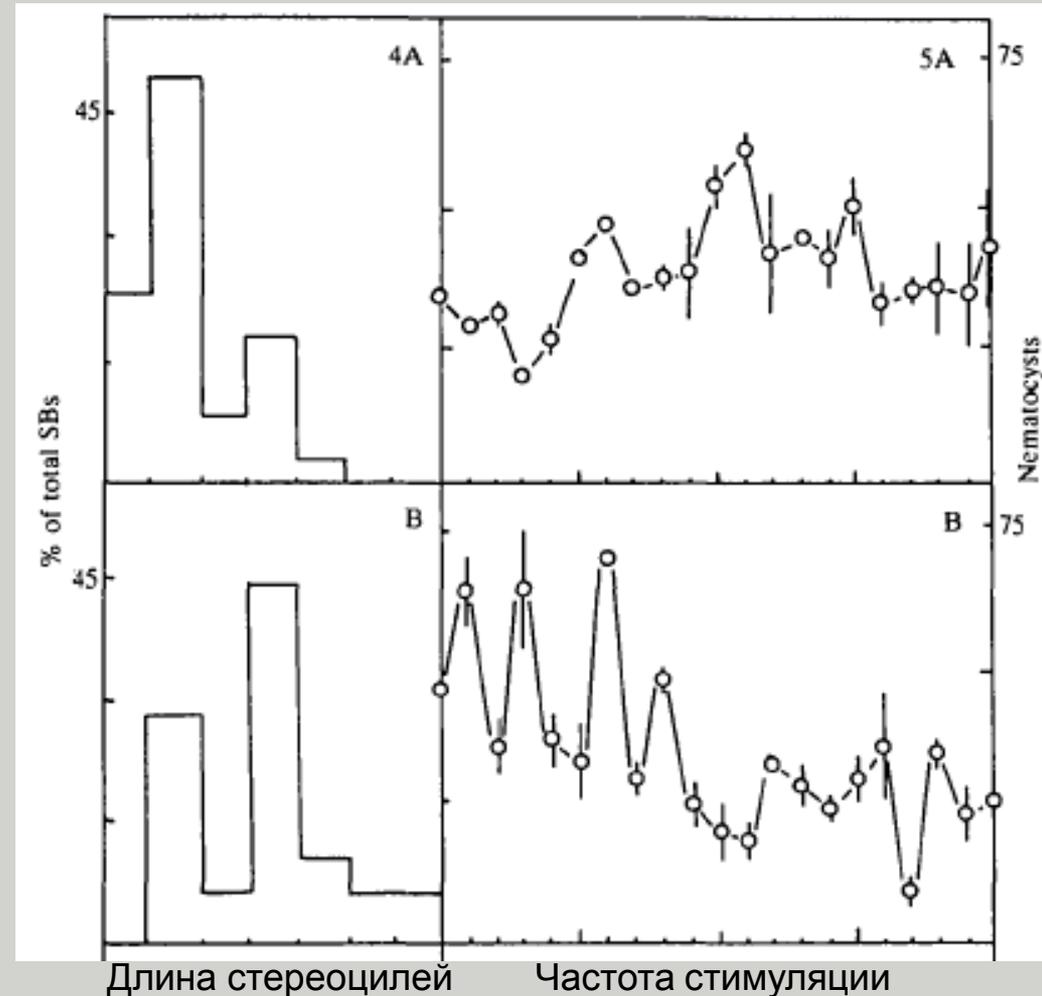
2) Воздействие N – ацетилированных сахаров вызывает удлинение стереоцилий (в среднем от 6,08 до 7,04 мкм за 1 мин) путём вытягивания вдоль длинной оси.



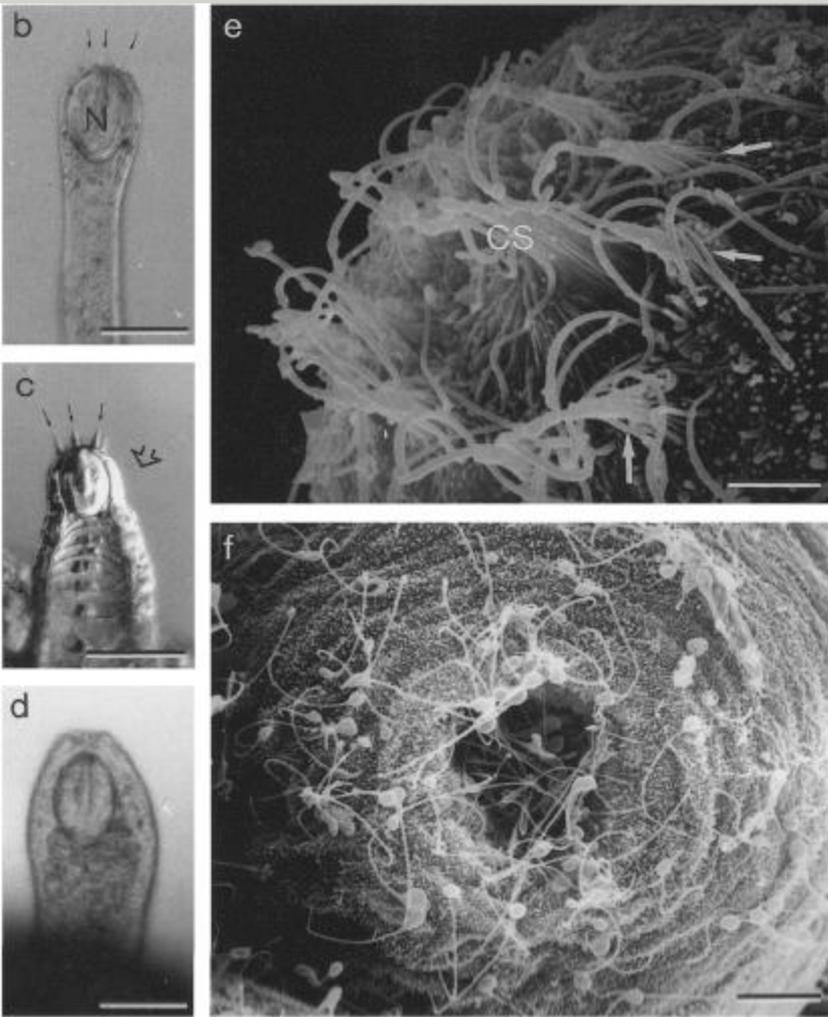
Хеморецепторная настройка механорецепторов

Обработка хемосенситизатором снижает диапазон воспринимаемых частот от 50-75 Гц до 5-40 Гц, а также снижает порог амплитуды, необходимой для выстреливания мастигофор. В диапазоне от 0 до 75 Гц, при шаге 1 Гц, семь частот являются стимуляторами в чистой морской воде и 26 частот являются стимуляторами в присутствии NANA (Watson et al, 1998). Таким образом хемосенситизаторы увеличивают интенсивность выстреливания стрекательных капсул и помогают захватить жертву.

Антагонистом NANA и муцину является аминокислота пролин, которая восстанавливает длину стереоцилей, а также диапазон воспринимаемых частот и амплитуд (Watson, Hessinger, 1994). Пролин настраивает механорецепторы нематоцист на большую частоту (поднимая диапазон до 65-100 Гц) и амплитуду колебаний, то есть, на энергичные движения жертвы, которая уже захвачена стрекательной капсулой.

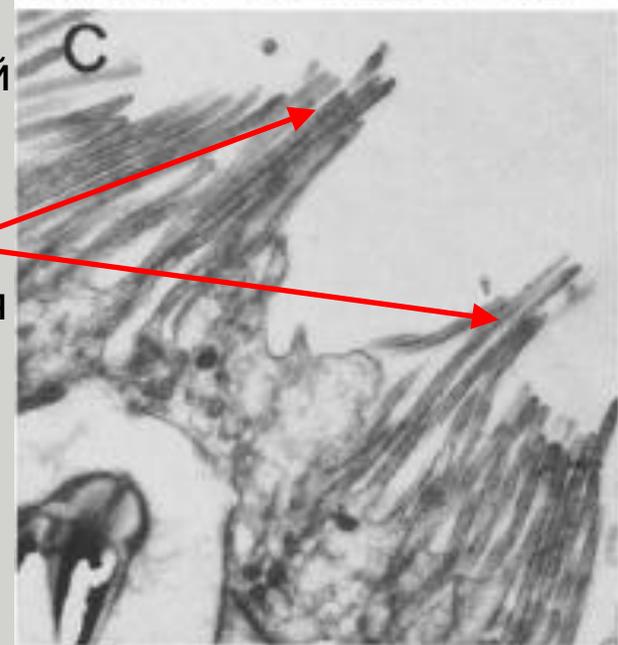
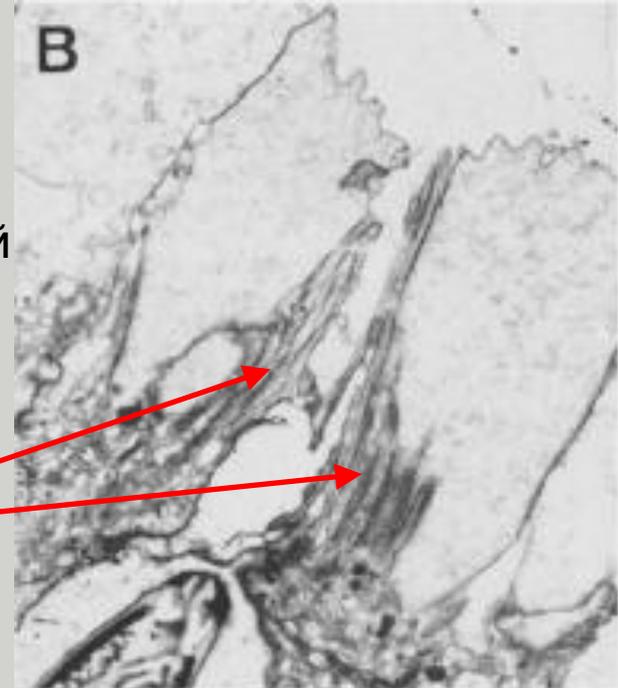


Регуляция выстреливания нематоцист путём сокращения щупалец.



Механорецепторный аппарат нематоцист сокращённого щупальца погружён в эпителиальный кормашек.

Механорецепторный аппарат нематоцист расправленного щупальца открыт для взаимодействия с жертвами.



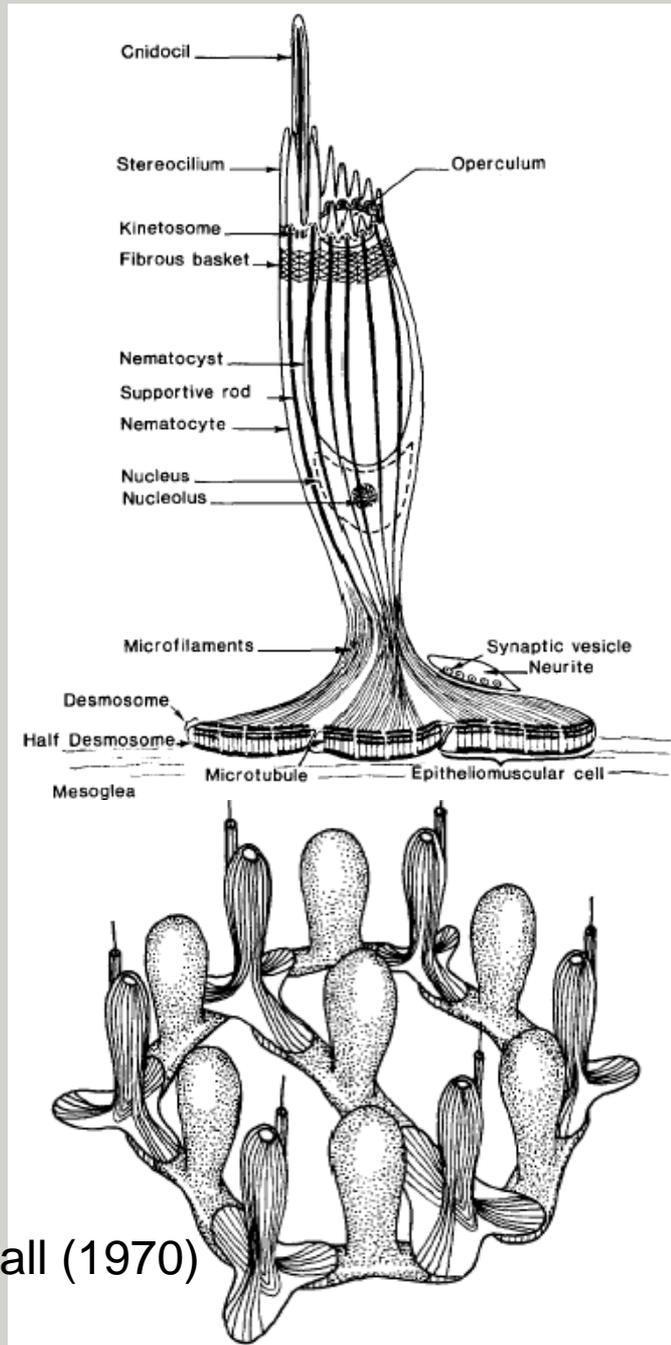
Golz et al (1993)

Положение механорецепторного аппарата не изменяется при слабом сокращении щупальца.

Godknecht et al (1988)

Нервная регуляция активности нематоцист

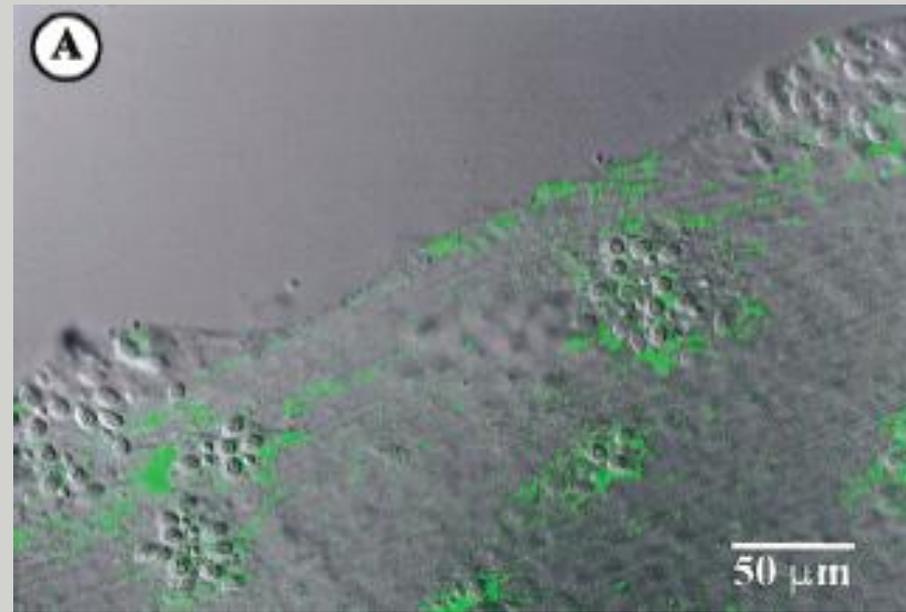
Нематоцисты могут функционировать как независимые эффекторы: выстреливать в отсутствие нервной регуляции (Aerne et al, 1991), в изолированных книдоцитах (McKay, Anderson, 1988) и даже в полностью изолированном состоянии (Greenwood et al, 2003). Однако возможно, что в естественных условиях их работа регулируется нервной системой. Книдоциты связаны синапсами как с соседними эпителиально-мышечными, так и с нервными клетками (Westfall, 1970).



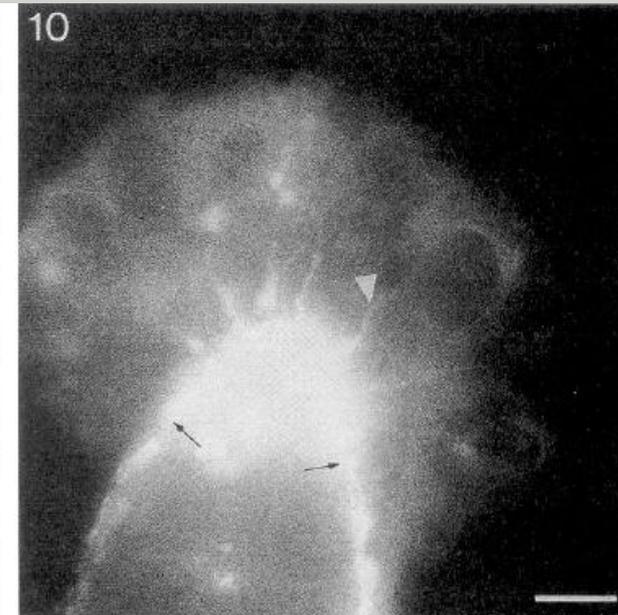
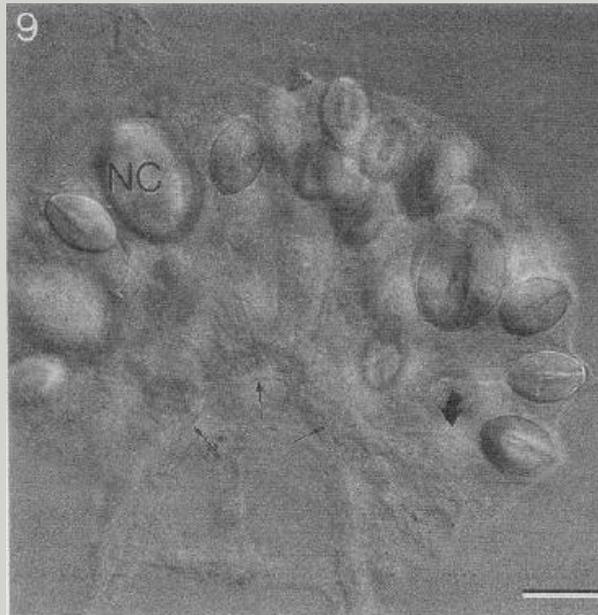
Westfall (1970)

Взаимосвязь нервных клеток и нематоцитов

В основании скоплений книдоцитов FMRF-амидные и RFамид – позитивные нейроны формируют плексус. Дендритоподобные отростки этих нейронов тянутся к нематоцитам. Сенсорные нервные клетки на поверхности щупалец также связаны отростками с пептидэргическими сетями в основании книдоцитов.



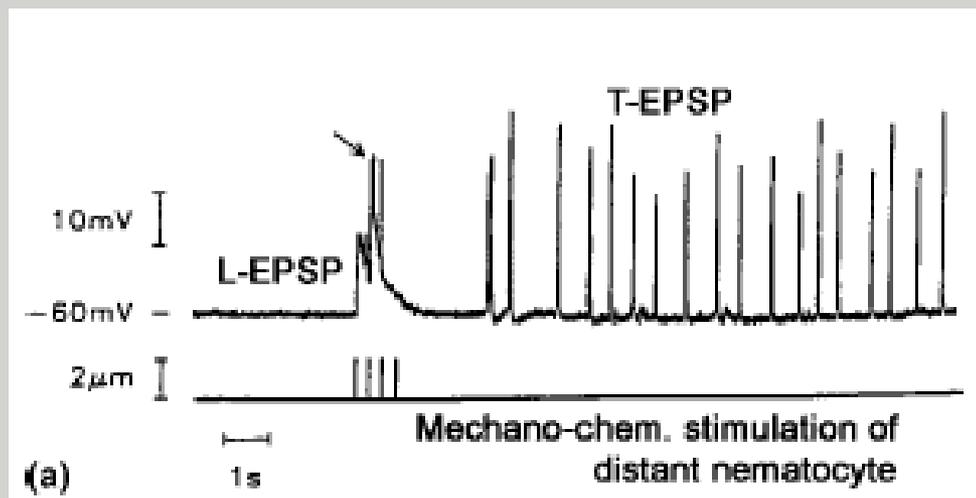
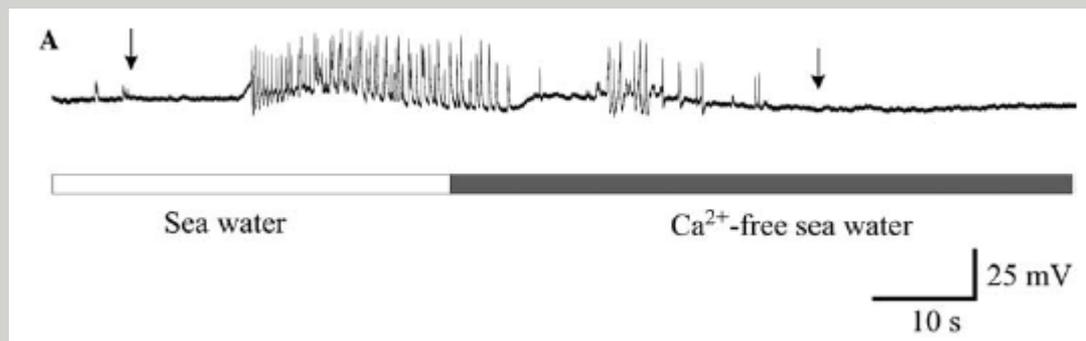
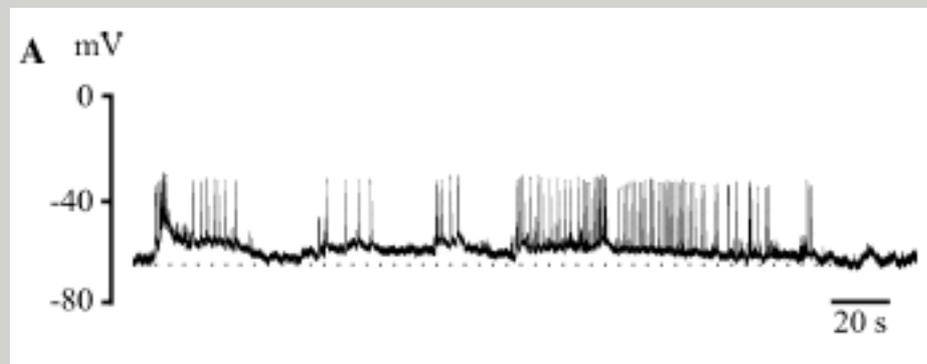
(Golz, 1994; Anderson, 2004; Thurm et al, 2004)



Деполаризация «дальних» нематоцитов в ответ на стимуляцию (Thurm et al, 2004; Price et al, 2006):

1) Добавление гомогената артемии в присутствии Ca^{++} вызывает серии внутриклеточных потенциалов в нематоцитах.

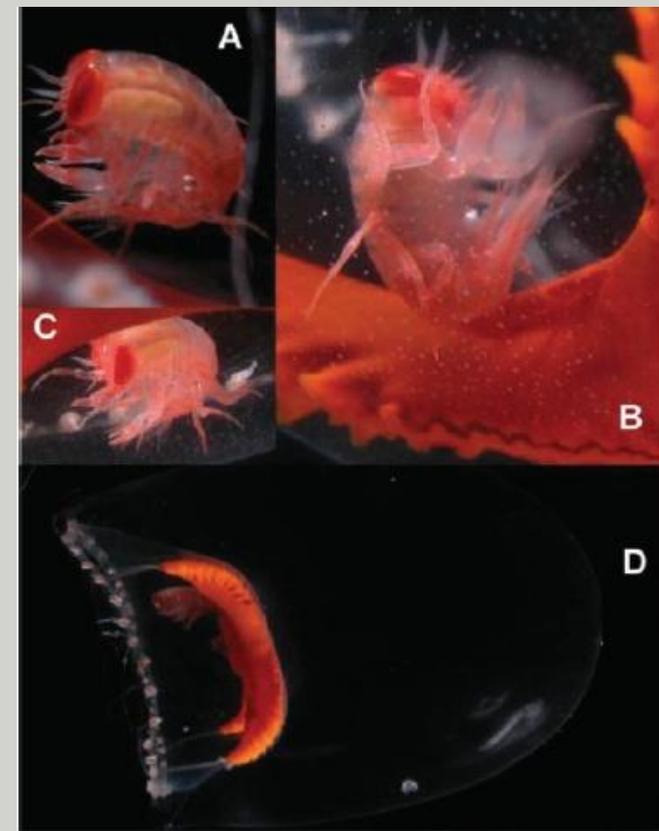
2) Механо-химическая стимуляция данного нематоцита вызывает серии внутриклеточных потенциалов в других (дальних) нематоцитах.



Животные, живущие в ассоциации с гидариями

Инфузории, Copepoda, Amphipoda, Polychaeta, Nematoda, Turbellaria, Bivalvia, Foraminifera, Arachnida, Pantopoda, Asterozoa, Рыбы.

Сообщество *Tubularia larynx* (Ostman et al, 1995)



Gasca et al (2004, 2005)

Randall et al (2002)



Foraminifera	
Cnidaria	<i>Medtridium serile</i>
Nematoda	<i>Enoplus communis</i>
Polychaeta	<i>Autolytus sp</i>
Oligochaeta	Fam: Enchytrichiidae
Bivalvia	<i>Mytilus edulis</i> juv.
Gastropoda	<i>Rissoa inconspicua</i>
Copepoda	<i>Parathalestris sp.</i> , <i>Diatrodes habilis</i> , Fam: Harpacticidae
Isopoda	<i>Idothea sp</i> juv.
Amphipoda	<i>Jassa oca</i> , <i>Jassa sp.</i> juv., <i>Stenothoeon sp.</i> , <i>Caprella acanthifera</i> , <i>Caprella linearis</i> , <i>Caprella sp</i> juv.
Arachnidea	Fam: Halacaridae
Echinodermata	<i>Asterias rubens</i> juv.

Механизмы защиты животных от нематоцист

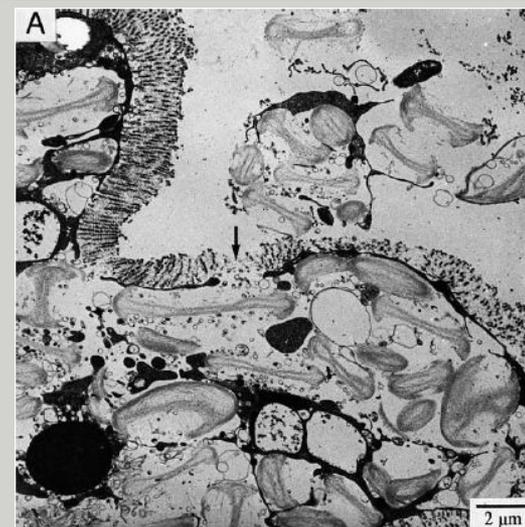
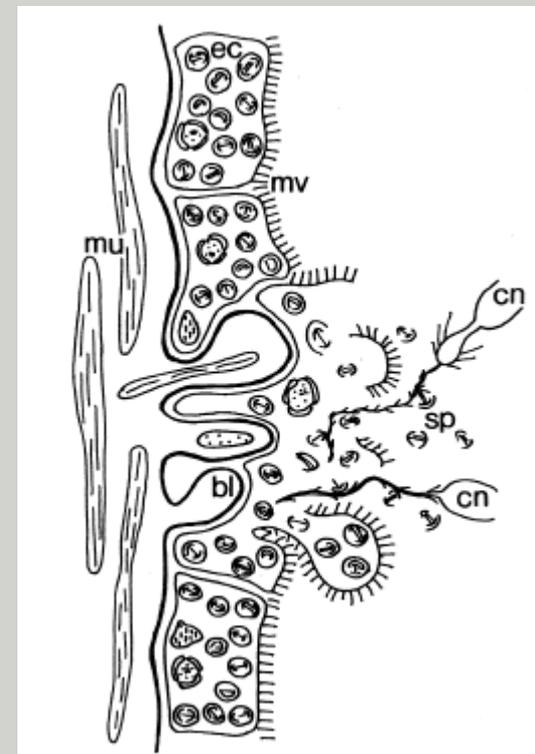
Актинии одного клона, образовавшиеся путём почкования, поселяются вместе и образуют скопления. Однако актинии разных клонов конкурируют за место обитания, атакуя друг друга нематоцистами на защитных образованиях (акрорагах и аконциях). Фактор, инактивирующий нематоцисты родственных особей, может находиться в слизи на поверхности тела актиний (Ertman, Davenport, 1981).

Голожаберные моллюски, которые питаются книдариями, приобретают иммунитет к тем полипам, которых они поедают (Greenwood et al, 2004). Инактиваторы нематоцист начинают вырабатываться после того, как моллюск съел несколько жертв. Первичной механической защитой моллюска являются сильно вакуолизированные клетки эпителия, обильное выделение слизи и нитевидных филаментов на поверхности тела.

Рыбы, живущие на актиниях, по-видимому, защищены от нематоцист слизью, которая их покрывает (Fautin, 1991).

Иммунность копепод *Paranthesius anemoniae*, которые живут на актиниях *Anemonia sulcata*, к нематоцистам связывают с выделениями субкутикулярных желез (Briggs, 1978).

Морские пауки (Pycnogonida), кажется, защищены от нематоцист тегументом (Genzano, 2002). Возможно, некоторые животные устойчивы к яду, содержащемуся в нематоцистах (Östman et al, 1995).



Заключение

Таким образом, книдоцисты – это не только необычайно сложно устроенная клеточная органелла, но также и тонкорегулируемый инструмент взаимодействия книдарий с окружающей средой. Книдоцисты участвуют во всех процессах жизнедеятельности книдарий – питании, движении полипов, защите от врагов. Система хемо и механорецепторов, а также нервная регуляция, позволяет книдариям эффективно использовать небольшое разнообразие морфологических ресурсов, которые они имеют в соответствии со своим планом строения.

Спасибо за внимание